Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Zur Anatomie und Biologie von Paussus turcicus Friv.

Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Myrmecophilie.

Von

Dr. K. Escherich.

Hierzu Tafel 2 und 11 Abbildungen im Text.

„Niemanden wird es befremden, dass man lange und beschwerliche Reisen nicht scheut, um Paussiden zu fangen und ihre Lebensweise zu studiren“, ruft ACH. RAFFRAY (25) in seinem Werk über Abessinien begeistert aus. Und wirklich giebt es wenig Familien unter den Käfern, die solch grosses und vielseitiges Interesse erwecken! Man sehe sich nur einmal die bizarre Form eines *Paussus* an, die merkwürdigen Fühler, die vielen Gruben im Integument, die Haarpinsel u. s. w., und man wird RAFFRAY vollkommen Recht geben. Können wir schon aus den erstaunlichen morphologischen Charakteren — nach dem Grundsatz, dass jedes Organ, jedes Gebilde im Haushalt des betreffenden Organismus unbedingt nöthig ist oder es einmal gewesen sein muss — auf eine entsprechende Lebensweise schliessen, so wird unser Interesse in dieser Richtung noch gesteigert durch die verschiedenen Nachrichten, die von allen Gegenden der Erde über die Biologie der Paussiden einliefen. Dazu kommt ferner einerseits, dass diese Berichte keineswegs einander etwa bestätigen, sondern vielfach recht verschieden lauten und mitunter sich sogar direct widersprechen, andrerseits, dass gerade das Gebiet der Biologie, das das Leben der Paussiden betrifft (Myrmecophilie), in der jüngsten Zeit etwas in den Vordergrund des Interesses getreten ist und sogar mit in den Kampf gegen eine der brennendsten biologischen Fragen, gegen die Descendenz-, speciell die Selectionstheorie, ins Feld geführt wurde. Alle diese Momente bestimmten mich dazu, die Paussiden besonders nach der biologischen Seite hin eingehend zu studiren, um vielleicht einige der vielen Fragen, die hier noch offen gelassen, beantworten zu können.

Die Paussiden sind fast ausschliesslich Bewohner der Tropen, nur 2 Arten gehören der mediterranen Fauna an, und zwar die eine, *Paussus favieri* Fairm., dem Westen derselben (Südfrankreich, Spanien, Nordafrika), die andere, *P. turcicus* Friv., dem Osten (Balkanhalbinsel, Kleinasien, Armenien, Persien). Ich wählte zum Object meiner Studien den letztern, einmal wegen seiner bedeutendern Grösse, und sodann, weil mir seine Heimath von einem frühern längern Aufenthalte in Kleinasien (1895) recht wohl bekannt war und ich auch die genauen Fundstellen des Käfers wusste. So brach ich denn im März 1897 zum zweiten Mal nach dem Orient auf, lediglich um mich dem Studium der Myrmecophilen zu widmen. Ich rüstete mich zu diesem Zweck mit dem zur Herstellung der Lubbock'schen Beobachtungsnester nöthigen Material aus: vor allem liess ich kleine Holzrahmen von verschiedener Länge und Dicke machen, die, gefalzt und eingekerbt, leicht aus einander genommen und wieder zusammengefügt werden konnten, ferner nahm ich einen Glasschneider mit, um die Scheiben an Ort und Stelle in die Rahmen einpassen zu können. Diese letztern schlossen vollkommen an allen vier Ecken, was des vielen Transportirens halber nothwendig war. Damit dennoch genügend Luft durch das Nest streiche, leimte ich auf die Oberseite des Rahmens eine Lage Watte, wodurch also ringsherum zwischen Rahmen und Glasscheibe eine luftdurchlässige Schicht gebildet wurde. Wenn die Reise weiter ging, zu Pferd oder zu Wagen, so wurden alle Nester in zwei in einander gestülpte, mit 6—8 cm hohen Blechrahmen versehene Siebe gesteckt und darin durch Holzwolle festgelegt, so dass auch hier reichlich Luft Zutritt hatte. Auf diese Weise gelang es mir, die meisten Nester in bestem Zustand, ohne Schimmel und mit lebendem Inhalt, nach Deutschland zu bringen, obwohl ich über 6 Wochen mit ihnen von trocknen Gegenden in feuchte und umgekehrt herumzog.

Das Ergebniss der Excursion war ganz zufriedenstellend: es wurden einige neue Myrmecophilen entdeckt, von mehreren Arten die normale Wirthsameise festgestellt und von einigen auch die Lebensweise eingehender studirt. Zu letztern gehört namentlich *Paussus turcicus* Friv., und die darüber angestellten Beobachtungen sollen in folgenden Blättern eingehend behandelt werden. Die übrigen Resultate sind, zum Theil wenigstens (Coleopteren), schon an anderer Stelle (14) veröffentlicht.

Die vorliegende Arbeit zerfällt in zwei Teile, von denen der eine die Anatomie, der andere die Biologie behandelt. Der Haupt-

werth ist, wie schon bemerkt, auf die Biologie gelegt; die Anatomie findet nur in so weit Berücksichtigung, als sie zur Erklärung einzelner biologischer Erscheinungen dienen kann und als die viel umstrittene Frage nach den verwandtschaftlichen Verhältnissen, nach der systematischen Stellung der Familie der Paussiden durch sie eine endgültige Lösung erfahren kann.

I. Anatomie.

Während die meisten Arbeiten über Paussiden sich mit der Beschreibung neuer Species und der Biologie beschäftigen, blieb die Anatomie, soweit sie sich nicht auf das äussere Chitinskelet beschränkt, lange Zeit recht vernachlässigt, was in Anbetracht des seltenen Vorkommens der Thiere nicht auffällig erscheint.

Die ersten spärlichen Untersuchungen verdanken wir Burmeister (6), der die Mundwerkzeuge und das Flügelgeäder genau beschreibt und analysirt und vergleichend morphologische Betrachtungen darüber anstellt. Letztere führen ihn zu der Ansicht, dass die Paussiden den Adephagen einzureihen seien und hier ungefähr in demselben Verhältniss zu den Carabiciden stünden wie die Gyriniden zu den Dytisciden.

Eingehendere Kenntniss über den Bau der Paussiden erhalten wir erst durch den schon Eingangs erwähnten französischen Forscher Ach. Raffray. Dieser lebte mehrere Jahre in Abessinien, einer Paussiden-Gegend sonder Gleichen, und hatte hier die beste Gelegenheit, reichliches Material zu sammeln und zu studiren. — Die Ergebnisse dieser Reise, die in einer prächtigen, umfangreichen Abhandlung niedergelegt sind (26), bedeuten einen grossen Fortschritt, namentlich in Bezug auf die Kenntnisse des Baues der Mundwerkzeuge, des Abdomens und der Genitalanhänge. Die Anatomie der innern Organsysteme folgt in einer zweiten Arbeit, die erst 5 Jahre später erschienen ist (27) und die sich der ersten in jeder Beziehung würdig anreiht. Bezüglich der systematischen Stellung unserer Familie kommt Raffray zu dem Resultat, dass die Paussiden „un groupe anormal, très tranché“ (27, p. 97) seien, die mit keiner andern Familie in engere Verbindung gebracht werden könnten, die aber immerhin noch die meisten Anklänge an die Carabiciden erkennen liessen.

Hiermit ist die Literatur über Paussiden-Anatomie erschöpft.

In Folgendem erlaube ich mir die Resultate meiner Untersuchungen an *Paussus turcicus* mitzutheilen. Vielfach bestätigen diese

die Angaben Raffray's, in manchen Punkten aber weichen sie nicht unwesentlich davon ab.

Allgemeine Morphologie, Integument. — *Paussus turcicus* Friv. (Taf. 2, Fig. 1) ist 6 mm lang und von brauner Farbe; nur die Basis des Halsschildes, die Scheibe der Flügeldecken mit Ausnahme der Ränder und die Schenkel sind dunkel, beinahe ins Schwarze gehend. — Der Kopf ist relativ gross, von ungefähr quadratischer Form, mit schwach vorspringenden Augen. Der Scheitel und die Stirn sind rauh, körnig sculptirt; auf dem ersteren befindet sich eine ziemlich grosse, quere Oeffnung, über deren Bedeutung unten noch berichtet wird. Die Fühler sind zweigliedrig: das 1. Glied ist cylindrisch, mit tiefen Poren gleichmässig besetzt; das 2. Glied ist sehr gross, erweitert sich gleich an der Basis mächtig nach hinten, ist stark aufgetrieben und besitzt an der Hinterseite eine geräumige Aushöhlung, die an den Wänden mit verschiedenen Leisten und Einkerbungen versehen ist. Die Mundtheile befinden sich auf der Unterseite des Kopfes. Die Mandibeln sind kräftig, mit scharfer, gekrümmter Spitze und einem kleinern Zahn in der Mitte. Die Maxillen sind recht eigenartig (Taf. 2, Fig. 12): Der relativ grossen Cardo sitzen die 4gliedrigen Taster, von denen das 2. Glied mächtig entwickelt ist, auf; zwischen Cardo und dem Basalglied der Taster schiebt sich medianwärts ein ganz kleines, keilförmiges Stückchen ein, das den Stipes darstellt und die innere Lade trägt. Diese ist ein stark chitinisirtes, sichelförmiges Gebilde, das an der Spitze gespalten ist und an der convexen Seite mit einigen kräftigen, an der Spitze gefiederten Borsten besetzt ist. Eine äussere Lade, die Burmeister (6) bei andern Arten als feines, in einer Aushöhlung liegendes Stäbchen beschreibt, konnte ich bei *P. turcicus* nicht finden, dieselbe scheint hier ganz in Wegfall gekommen zu sein. — Die Unterlippe besitzt eine grosse, stark chitinisirte Zunge und 3gliedrige Taster, mit sehr langem Endglied (Taf. 2, Fig. 13).

Der Thorax ist ungefähr so lang wie der Kopf, mit fast winklig hervortretenden Seiten; durch tiefe, seitliche Einschnitte und durch eine tiefe Querfurche in der Mitte der Scheibe erscheint er wie in zwei Abschnitte getheilt. — Die Flügeldecken bedecken das Abdomen nicht ganz, sondern lassen die 8. Dorsalplatte frei (Pygidium); sie erweitern sich nach hinten merklich und besitzen an den äussern Hinterecken eine kleine, papillenartige Anschwellung. Die Beine besitzen 5gliedrige Tarsen; Vorder- und Mittelbeine sind schlank,

die Hinterbeine kurz gedrungen, mit stark verbreiterten Schenkeln und Tibien.

Das Integument besitzt manche interessante Eigenthümlichkeiten, die, wie wir später sehen werden, eine grosse Rolle in der Lebensweise unseres Käfers spielen. Vor allem sind hier zu nennen die verschiedenen haarartigen Gebilde, die besonders in zwei Hauptformen auftreten. Die eine von diesen zeichnet sich dadurch aus, dass sie in viele Aeste gespalten oder gefiedert sind. Dabei herrscht wieder die grösste Mannigfaltigkeit, und kann der Basaltheil schuppenförmig erweitert sein (cf. Taf. 2, Fig. 10), oder haar- oder borstenförmig bleiben u. s. w. Solche Formen finden sich auf der ganzen Unterseite, den Beinen, den Tastern, der Zunge, den Fühlern, dem Kopf und den Seitenrändern der Flügeldecken. — Die zweite Hauptform ist einfach, haar- oder borstenförmig und durch ihre braungelbe Farbe gekennzeichnet. Diese kommen nur an wenigen Stellen vor, und zwar einmal am Rande des Pygidiums, wo sie einen dichten Kranz bilden, und sodann, allerdings spärlicher, in den seitlichen Ausschnitten des Thorax. E. Wasmann (34) bezeichnet diese Haarform als Trichome und schreibt ihnen, da sie fast ausschliesslich bei Ameisengästen vorkommen, die Function zu, zur raschern Verdunstung eines (allerdings noch hypothetischen) ätherischen Oels beizutragen. — Ausser den Haaren fallen uns noch die vielen Poren auf, die auf dem Pygidium, den Flügeldecken, Kopf und Fühlern mehr oder weniger zerstreut stehen und als Ausführgänge einzelliger Hautdrüsen dienen (Fig. 21). Hierher gehört auch die oben erwähnte quere Oeffnung auf der Stirn. Diese führt in eine chitinöse, blasige Einstülpung, die in zwei kurze divergirende Schenkel ausläuft (Fig. A). Die Enden der beiden letztern sind siebartig durchlöchert und von einer grossen Zahl feiner Schläuche durchsetzt, die ohne Zweifel die Ausführgänge von Drüsen darstellen; die zelligen Elemente, die die Schläuche umgeben, waren leider nicht mehr in dem Zustande, dass ich eine exacte Beschreibung davon geben könnte. Die grosse Stirnpore dient also als gemeinsame Ausführöffnung für eine grosse Anzahl Drüsen, was E. Wasmann schon einige Mal vermuthungsweise ausgesprochen hatte. A. Raffray dagegen sah in der „Stirnpore“ „un organe de la sensation, soit de l'ouïe, soit de l'odorat“ (26, I, p. 311), ohne jedoch nähere Angaben über den Bau derselben zu machen.

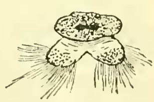


Fig. A. Stirndrüse.

Abdomen, Genitalanhänge. — Der Bau des Abdomens besitzt, wie erst in jüngster Zeit erkannt und erwiesen wurde, in Bezug auf systematische Fragen meist eine entscheidende Bedeutung. Daher wandte ich dem Studium desselben besondere Aufmerksamkeit zu, und es dürfte auch gerechtfertigt sein, hier eingehender davon zu sprechen.

Das männliche Abdomen von *Paussus turcicus* zeigt dorsal 8 normale Platten, von denen die vordern 6 äusserst schwach chitinisirt, von hautartiger Beschaffenheit sind, während D_7 und besonders D_8 stark chitinisirt sind. Das letztere ist von den Flügeldecken nicht bedeckt und stellt also ein Pygidium dar. Es ist, wie die übrige Körperoberfläche glänzend und ziemlich zahlreich mit Poren durchsetzt, ausserdem sieht man bei durchfallendem Licht viele runde, helle Stellen, denen aber wohl rein structurelle Natur zuzuschreiben ist. Der halbkreisförmige Hinterrand des Pygidiums schlägt sich in spitzem Winkel nach unten und vorn um, um hier allmählich in die Zwischenhaut resp. die Genitalhaut überzugehen (Taf. 2, Fig. 21). Kurz vor dem Rand entspringen dicht gedrängt, lange, sanft gekrümmte Haare, die einen geschlossenen, fast horizontal nach hinten gerichteten Saum bilden. Auf der umgeschlagenen untern Seite der Randkante stehen vereinzelte dickere Haare, die an der Spitze in mehrere Aeste gespalten sind, also der ersten der oben genannten Hauptformen angehören. D_9 ist stark reducirt und äusserst schwer aufzufinden: sie besteht aus zwei kleinen, zarten Plättchen, die beiderseits mit der unten noch genauer zu beschreibenden Chitinblase (Gasrecipient) zusammenhängen und mittels eines feinen Chitinfadens, der sich quer durch das Abdomen spannt, mit einander verbunden sind (Taf. 2, Fig. 7 D_9). D_{10} konnte ich nicht constatiren.

Ventral sind die ersten 3 Platten (2—4), wie aus den entsprechenden Dorsalplatten zu ersehen ist, zu einer grossen Platte fest, ohne deutliche Naht verwachsen; $V_{5,\ 6,\ 7}$ sind normal ausgebildet und durch Zwischenhäute getrennt; V_8 liegt innerhalb von V_7 und ist in zwei Hälften getheilt, die medianwärts sich stark nähern; ihre äussern Vorderecken sind spitz ausgezogen und stehen mit den Vorderecken der D_8 in straffer, gelenkartiger Verbindung (Taf. 2, Fig. 7). V_9 ist in Beziehung zum Copulationsapparat getreten und nimmt daher wie dieser eine asymmetrische Lage ein; sie stellt ein kleines ovales Plättchen dar, das in der rechten Hälfte des Abdomens unterhalb des Penis, mit der rechten Hälfte der V_8 verbunden, gelegen ist. V_{10} ist wie D_{10} in Wegfall gekommen.

Die Formel für das männliche Abdomen von *Paussus turcicus* ist also folgende:

$$D_1\,D_2\,D_3\,D_4\,D_5\,D_6\,D_7\,D_8\,[D_9]\,^{1)}$$
$$\underbrace{V_2\,V_3\,V_4}\,V_5\,V_6\,V_7\,[V_8]\,[V_9]$$

Der Copulationsapparat des ♂ ist sehr einfach gebaut und besteht aus dem Penis und den Parameren. Er nimmt, wie schon erwähnt, eine unsymmetrische Lage in der rechten Hälfte des Abdomens ein, die Concavität nach links gewandt. Die beiden Parameren liegen demnach nicht in einer horizontalen, sondern in einer verticalen Ebene. Der Penis ist kräftig chitinisirt, schwach comprimirt, sanft gekrümmt und in seiner ganzen Ausdehnung von ungefähr gleicher Stärke; an seinem proximalen Ende springt gegen die concave Seite zu ein Fortsatz vor, als Stützpunkt für die Parameren und Ansatzpunkt für ihre Muskeln; an dem distalen Ende ragt ebenfalls ein Fortsatz nach hinten. Oberhalb und vor diesem befindet sich das ziemlich grosse, einseitig gelegene Ostium penis. Der Ductus ejaculatorius geht schon kurz nach seinem Eintritt in den Penis in den langen Präputialsack, der dicht mit feinen Stacheln besetzt ist, über. An der Stelle, wo sich der Ductus in letztern erweitert, entspringt eine Chitinröhre, gekrümmt wie der Penis und frei beweglich in dem Präputialsack. Es handelt sich also hier um „eine Verlängerung des Ductus ejaculatorius über seine Mündungsstelle hinaus im Innern des Präputialsacks", eine Bildung, die Raffray als „verge" (26, I., p. 332), C. Verhoeff als „Virgaröhre" bezeichnet (38, p. 267). — Diese sowohl als auch der Präputialsack kann vorgestreckt werden, wodurch die Stachel-Armatur des letztern nach aussen gekehrt und der Samen ausführende Canal um die Länge der beiden zusammen (Virga + Präputialsack) verlängert wird (Fig. C). — Starke Muskelbündel, die im Innern des Penis auf der concaven Seite verlaufen, unterstützen jedenfalls den im Detail noch unbekannten Mechanismus der Aus- und Einstülpung. Man findet Praeputium und Virga sehr häufig vorgestreckt, und auch A. Raffray bildet den Copulationsapparat von *Paussus procerus* Gerst. und *Hylotorus blanchardi* Raffr. in diesem Zustande ab [2]). — Die Parameren sind

1) [ ] bedeutet, dass die betreffende Platte nicht mehr in normaler Ausbildung, sondern in modificirter Form vorhanden ist.

2) Es ist hier zu bemerken, dass die Priorität für die Bezeichnung Praeputium und Virga Ach. Raffray zukommt und nicht Verhoeff, der

unsymmetrisch und ungegliedert, entbehren also einer Pars basalis. Der dorsale (linke) Parameros ist dünn, stabförmig, sanft gekrümmt wie der Penis; der ventrale (rechte) dagegen ist an seinem proximalen Ende stark verbreitert und verjüngt sich allmählich nach hinten zu. Beide setzen sich an den oben erwähnten proximalen Fortsatz des Penis an.

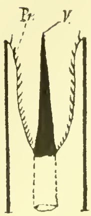


Fig. B.



Fig. C.

Fig. B und C. Schematische Darstellung des Praeputium mit der Virga in eingezogenem (Fig. B) und in ausgestülptem Zustand (Fig. C).

Das Abdomen des ♀ stimmt mit dem des ♂ in den meisten Punkten überein, nur die 9. Ventralplatte weicht erheblich davon ab. Während wir diese beim ♂ als ein kleines, ovales asymmetrisch gelegenes Plättchen kennen gelernt haben, ist sie beim ♀ zu zwei kräftigen Grabstiften umgewandelt (Taf. I, Fig. 4 und 5). Diese sind stark chitinisirt, säbelförmig in die Länge gezogen und schwach gebogen, die Convexität einander zugewandt. Kurz vor den distalen, nach aussen gekrümmten, zugespitzten Enden stehen 4—5 kräftige Borsten. Gelenkartig mit den Theilhälften der V_9 verbundene Styli finden sich hier nicht; doch vermuthe ich, dass dieselben nicht in Wegfall gekommen, sondern dass sie vielmehr mit den Theilhälften verwachsen sind, so dass also die Grabstifte aus der V_9 + Styli bestehen. Dies lässt sich daraus schliessen, dass verwandte Formen (*Rhysodes*, *Omophron* u. a.) relativ recht grosse Styli besitzen, die aber in Folge der breiten, geraden Gelenkflächen und der straffen Verbindung mit V_9 ihre Beweglichkeit fast ganz eingebüsst haben. Dadurch werden Verwachsungen eingeleitet und herbeigeführt [1]). An das proximale Ende der beiden Grabstifte heftet

---

im Jahre 1895 und 1896 — in Folge von Unkenntniss der einschlägigen Literatur — Dinge als neue Entdeckungen hinstellte, die Raffray 10 Jahre früher in überaus klarer Weise dargelegt hatte.

1) Verhoeff fand, wie er mir seiner Zeit brieflich mittheilte, bei seinem *Paussus* an einem Grabstift vor der Spitze einen kleinen Höcker und hielt diesen für ein Stylus-Rudiment. Ich untersuchte darauf hin

sich ein etwas schwächer chitinisirter, plattgedrückter Stab, der schräg nach hinten (distalwärts) und Aussen verläuft bis zu der oben schon erwähnten Chitinblase (Gasrecipient) und den Rudimenten der D_9. Der Zusammenhang jener Spangen einerseits mit den Grabstiften (V_9), andrerseits mit den Rudimenten der D_9 — letzteres ist an andern Paussiden deutlicher zu sehen als bei unsrer Art, wie die Abbildungen RAFFRAY's (26, tab. 16) zeigen — lässt sie als Angehörige des 9. Segments erkennen und zwar als Endoskeletstücke, ausgehend von den Resten der D_9. Die beiden structurlosen Spangen dienen den Grabstiften als Stützpunkte und den diese bewegenden Muskeln als Ansatzpunkt. Drei starke Bündel von solchen ziehen von den Stützen zu den Grabstiften, von denen das eine (Taf. 2, Fig. 5 m_3) dazu dient, die distalen Enden der letztern medianwärts zu bewegen, also einander zu nähern, während die beiden andern (m_2 und m_4) als Antagonisten von m_3 wirken, also die beiden Grabstifte von einander entfernen.

Noch eines kleinen Gebildes, das an der Wand der Vagina liegt, ist hier kurz Erwähnung zu thun; dieses ist ziemlich lang, stabförmig, zeigt ferner in der Mitte eine deutliche Längsnaht und ist im hintern Drittel gespalten in zwei schwach divergirende, mit Stachelstructur versehene Schenkel (Taf. 2, Fig. 4 und 6). Eine bestimmte Deutung dieses Stückes wage ich nicht zu geben; A. RAFFRAY nennt es „Sternite" und homologisirt es mit dem Ovipositor der Hymenopteren.

Die Formel für das weibliche Abdomen von *Paussus turcicus* ist nach dem Gesagten folgende:

$$\frac{D_1\, D_2\, D_3\, D_4\, D_5\, D_6\, D_7\, D_8\, [D_9]}{\underbrace{V_2\, V_3\, V_4}\, V_5\, V_6\, V_7\, [V_8]\, [V_9 + \text{Styli}]}$$

Stigmen sind in beiden Geschlechtern 8 Paare vorhanden, die dem 1.—8. Segment angehören.

Vergleichen wir nun die hier geschilderten Verhältnisse des Abdomens etc. mit denen anderer Coleopterengruppen, so fällt sofort die Uebereinstimmung mit der Familien-Gruppe der Caraboidea (im Sinne GANGLBAUER's) auf. Diese bezieht sich auf die Zahl der normalen Segmente, die grosse, durch Verschmelzung

eine grössere Anzahl *Paussus*, konnte aber nirgends diesen Höcker constatiren, so dass obige Bildung wohl nur zufälliger Natur gewesen sein dürfte.

der 3 ersten Sterniten hervorgegangene vorderste Ventralplatte, das modificirte Genitalsegment, den Copulationsapparat und die Zahl der Stigmen.

Bezüglich der 1. Ventralplatte ist zu bemerken, dass die Verschmelzung der sie bildenden Sterniten vollkommner als bei den übrigen Familien der Caraboidea ist, indem sie bei den Carabiciden und Cicindeliden noch zwei, bei den Rhysodiden und Gyriniden noch eine deutliche Naht aufweist, während dort jede Sutur geschwunden ist. Das 8. Segment zeigt eine grosse Aehnlichkeit mit dem der Rhysodiden (15): hier wie dort ist die V_8 in innige Verbindung mit der D_8 getreten, und in Folge dessen ist der nach vorn gerichtete Bogen, der den Cicindeliden und den typischen Carabiciden eigen ist, in Wegfall gekommen. Noch mehr entfernen sich die Paussiden von den ursprünglichen Typen der Caraboidea durch die D_9, indem diese ebenfalls des Bogens, der sogar noch bei den Rhysodiden wohl ausgebildet ist, entbehrt. Die grossen Chitinblasen, die bei den Paussiden auftreten und die in Verbindung mit den Rudimenten der D_9 stehen, werden wohl den Schwund des Bogens veranlasst haben. Die Umbildung der V_9 des ♀ zu Grabstiften finden wir bei den meisten Caraboidea in ganz analoger Weise. Der Wegfall, resp. die Verwachsung der Styli mit der V_9 lässt sich, wie oben schon erwähnt, in der phylogenetischen Entwicklungsreihe der Caraboidea successive verfolgen. Auch bei vielen Dytisciden sind die Styli nicht mehr zu sehen. Als zähestes, d. i. am wenigsten variables Organ hat sich der Copulationsapparat des ♂ erwiesen. Er hat den Typus, wie ihn die ursprünglichen Gattungen zeigen, vollständig erhalten. Die asymmetrische Lage und die einfachen, einer Pars basalis entbehrenden Parameren, die sich direct an den Penis heften, sind charakteristisch für diesen Typus. Die Virga steht auch nicht vereinzelt da, und ich fand im Praeputium vieler Carabiciden Verdickungen und rinnenartige Bildungen.

Die Vergleichung des Paussiden-Abdomens mit dem der Caraboidea zeigt uns also einerseits, dass zwischen ihnen offenkundige Beziehungen bestehen, andrerseits aber ersehen wir daraus, dass die Paussiden sich von den ursprünglichen Familien (Cicindel., Carabicid.) ziemlich weit entfernt haben und zwar in der Richtung, die durch die Rhysodiden angedeutet wird. Doch ist die Lücke zwischen den Paussiden und Rhysodiden unverhältnissmässig grösser als die zwischen den letztern und den Carabiciden.

Bevor ich das Abdomen verlasse, muss ich noch eine interessante Bildung, die die grosse 1. Ventralplatte betrifft, erwähnen: Es befindet sich hier jederseits eine Reihe kleiner, spitzer Chitinzähnchen, die in der Nähe der Coxa beginnen und in schwach gebogenen (medianwärts concaven) Linien nach hinten convergiren, ohne jedoch zusammenzutreffen (Taf. 2, Fig. 2). Die Bedeutung dieser Structur wird erst ersichtlich, wenn wir die Unterseite der Hinterschenkel untersuchen. Wir finden hier eine kleine, ovale Stelle, die deutlich gerieft ist und die gerade da liegt, wo der Schenkel mit den genannten Zähnchen in Berührung kommt (Taf. 2, Fig. 9). Danach handelt es sich hier wohl zweifellos um einen Ton- oder Stimmapparat, der bei den Insecten grössten Theils nach diesem Princip (Reibung) gebaut ist. Auffallend ist in unserm Fall, dass beide Geschlechter ein solches Organ besitzen. Das durch die Reibung erzeugte Geräusch ist bei unserm *Paussus*, in Anbetracht der Kleinheit des Thiers, jeden Falls nur ein sehr schwaches und vielleicht nur für ihres Gleichen hörbar; meine Ohren wenigstens vernahmen nichts davon.

Der Nahrungscanal (Taf. 2, Fig. 17). Wie bei den meisten Insecten zerfällt der Nahrungscanal von *Paussus turcicus* in drei Hauptabschnitte, den Vorder-, Mittel- und Enddarm. Am erstern lassen sich wieder zwei Abschnitte unterscheiden: der Oesophagus und der Proventriculus oder Kaumagen. Der Oesophagus beginnt als ein dünnes, cylindrisches Rohr, um sich aber sehr bald zu einem mächtigen, vielfach gefalteten, dünnwandigen Sack zu erweitern; auf der Innenseite desselben springen zahlreiche gewundene Drüsenwülste hervor. An diesen schlaffwandigen, sackartigen Oesophagus setzt sich der musculöse Kaumagen an; in seiner vordern Hälfte kuglig erweitert, verläuft er in der hintern Hälfte als cylindrisches Rohr bis zum Mitteldarm. Im Innern des Kaumagens finden sich vier kräftige Chitinleisten, die eine feine, quergeriefte Structur aufweisen. Während sie im hintern cylindrischen Abschnitt eng zusammen liegen, weichen sie vorn aus einander, wie die Kelchblätter einer Blüthe (Taf. 2, Fig. 18). Der nun folgende Magen ist relativ gross, nicht viel kürzer als der ganze Vorderdarm; an seinem Vorderende stark erweitert, verjüngt er sich allmählich gegen den Pylorus zu. An seiner Aussenseite ist er dicht mit Drüsenzotten besetzt. Der kurze, mit einer deutlichen Chitinintima versehene Enddarm ist zunächst cylindrisch und besitzt kräftige Musculatur. Im letzten Drittel dagegen erweitert er sich plötzlich zu einem voluminösen Mastdarm,

an dessen faltigen Wandungen mehrere nach innen vorspringende Drüsen zu bemerken sind. Ganz am Anfang des Enddarms, da, wo dieser mit dem Mitteldarm zusammentrifft, gehen 4 MALPIGHI'sche Gefässe ab.

Auch in Bezug auf den Nahrungscanal besteht demnach eine grosse Uebereinstimmung mit den Caraboidea, und zwar speciell mit den landbewohnenden Familien (Cicindel., Carabicid.). Der grosse, sackartige Oesophagus, der Kaumagen, der kurze Enddarm und die Zahl (4) der MALPIGHI'schen Gefässe sind ja charakteristisch für den Nahrungscanal der letzt genannten carnivoren Familien. Auch RAFFRAY fiel die grosse Uebereinstimmung auf, indem er von *Pentaplathartus paussoides* sagt: „Le système digestif présente la plus grande analogie avec celui des Carabiques" (27, p. 92).

Das männliche Genitalsystem (Taf. 2, Fig. 20). — Das Genitalsystem des ♂ von *Paussus turcicus* besitzt einen sehr einfachen Bau: Die Hoden stellen jederseits einen einfachen, in der Mitte erweiterten Schlauch dar, der in eine ziemlich grosse, eiförmige Vesicula seminalis mündet. Von dieser führt das dünne Vas deferens zur Ektadenie, d. i. einer ektodermalen, vom Ductus ejaculatorius ausgestülpten Drüse. Nicht weit entfernt, lateralwärts von der Mündungsstelle, endigen die beiderseitigen Ektadenien blind, während sie sich medianwärts nach längerm Verlauf, zu dem unpaaren Ductus ejaculatorius vereinigen, der nach mehrfachen Windungen in den Präputialsack eintritt.

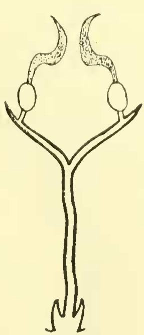


Fig. D.

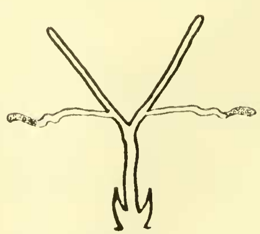


Fig. E.

Fig. D und E. Schematische Darstellung des männlichen Genitalsystems von *Paussus* (Fig. D) und *Carabus* (Fig. E).

Entwerfen wir nun ein Schema des Genitalsystems in der Weise, dass die ektodermalen Organe mit dicken, die mesodermalen mit dünnen Linien gekennzeichnet sind, so fällt sofort die grösste Aehnlichkeit mit dem von mir gegebenen Schema von *Carabus* auf (12, p. 627): hier wie dort haben wir als Integumentderivat den unpaaren Ductus ejaculatorius, der sich in zwei gleich starke Aeste (Ektadenien) theilt, und als Mesodermabkömmlinge einen Schlauch, der allerdings nicht ein einfaches, gleich starkes Rohr darstellt, sondern einige Erweiterungen aufweist, der aber besonderer Anhangsdrüsen (Mesadenien) vollständig entbehrt. In Anbetracht der grossen Uebereinstimmung in den wesentlichen Punkten kommen die kleinen Differenzen, die sich hauptsächlich auf das Vorhandensein einer wohl ausgebildeten Samenblase beziehen, kaum in Betracht; sie sind lediglich gradueller Natur.

Das Genitalsystem von ***Pentaplatarthus paussoides*** scheint nach Raffray's Darstellung noch mehr Uebereinstimmung mit dem von *Carabus* aufzuweisen als das eben beschriebene von ***Paussus turcicus.*** Wenigstens bildet Raffray die Ektadenien bedeutend länger und dicker ab und beschreibt den Hoden als langen, vielfach aufgewundenen, dünnen Canal, also genau so, wie er bei *Carabus* gebildet ist (27, p. 96, tab. 13, fig. 9).

Das weibliche Genitalsystem (Taf. 2, Fig. 19). — Das Ovar besteht jederseits aus vier vielfächerigen Eiröhren, in denen stets abwechselnde Zonen von Eianlagen und Dotterbildungszellen zu bemerken sind. Die Ovarien entleeren ihre Producte in die Anfangs schwach kelchförmig erweiterten Eileiter, die nach kurzem, etwa ein V beschreibenden Verlauf in den Eiergang münden. Die Art und Weise, wie letzterer in die weite, nach unten sackartig ausgebuchtete Scheide übergeht, konnte ich leider an dem einzigen, etwas missglückten Präparat nicht genau eruiren. An dem proximalen Ende der Scheidenausbuchtung (Bursa copulatrix) münden zwei ziemlich grosse accessorische Drüsen von eiförmiger Gestalt, wie sie Stein als „Scheidendrüsen" von einigen Curculioniden und Bostrychiden beschreibt und abbildet (29, p. 134, tab. 8).

Als Anhangsorgan der Scheide ist das Receptaculum seminis zu erwähnen, das wurmförmige Gestalt besitzt und, wie es scheint, einer besondern Drüse entbehrt. Nähere Angaben über die Wege, die der Same bei der Copulation und Befruchtung nimmt, kann ich aus den oben genannten Gründen vorläufig nicht machen. Doch geben

uns auch die spärlichen Angaben wenigstens ein Merkmal an die Hand, das für die Frage betreffs der systematischen Stellung der Paussiden recht werthvoll ist, nämlich die Beschaffenheit der Eiröhren. Wie erwähnt, sind in denselben die einzelnen Eianlagen durch eine Zone kleiner Zellen (Dotterbildungszellen) getrennt, so dass stets ein Eifach mit einem Fach Dotterbildungszellen abwechselt. Dieses Verhalten ist nach Stein aussergewöhnlich und findet sich nur bei den Cicindeliden, Carabiciden und Dytisciden (29, p. 32), also gerade den Familien, die auch in andern bisher besprochenen Organen und Organsystemen die meiste Uebereinstimmung mit den Paussiden bekundeten!

Raffray's Darstellung des weiblichen Genitalsystems (27, p. 96, tab. 13) von *Pentapl. paussoides* weicht in einigen Punkten von der hier gegebenen ab: so werden dort nur 3 Eiröhren angeführt, ferner wird anschliessend an das Ovar eine grosse, runde (Kelch-)Blase oder Tasche, allerdings als noch fraglich eingezeichnet, und endlich erscheinen in der Zeichnung die zwischen den Eifächern liegenden Zonen von Dotterbildungszellen wenig deutlich und viel schmäler, als ich sie bei unserm *Paussus* angetroffen habe.

Das Nervensystem. — Die Ganglienkette von *Paussus* ist ziemlich concentrirt und besteht aus 7 Ganglien: 1 Ganglion supra- und 1 Ganglion infraoesophageum, 4 Thorakal- und 1 Abdominalganglion. Von den Thorakalganglien liegen 1 und 2 im Prothorax, ziemlich weit von einander entfernt, während 3 und 4 beinahe verschmolzen und, nur noch durch eine Einschnürung getrennt, dem Mesothorax angehören. Das grosse birnförmige Abdominalganglion liegt im Bereich der vordersten Ventralplatte.

Wenn Raffray (27, p. 98) sagt: „Le système nerveux diffère beaucoup chez les Paussides de celui des Carabiques", so befindet er sich in einem Irrthum, indem er dem Nervensystem eine zu grosse Constanz zuschreibt und zum Vergleich nur die extremsten Formen herbeizieht. Vergleicht man nämlich die Ganglienkette von *Paussus* nur mit dem von *Carabus*, so wird man allerdings grosse Differenzen finden, da bei letzterm 6 getrennte Abdominalganglien vorhanden sind, während *Paussus* deren nur 1 besitzt. Berücksichtigen wir aber auch andere Gattungen der Carabiciden, so überzeugen wir uns sofort, daß gerade die Zahl der Abdominalganglien den grössten Schwankungen unterlegen ist; so finden wir bei *Broscus* 5, bei *Omaseus* und *Bradytus* 3, und bei *Harpalus* nur 2 Bauchganglien (s. Brandt 4 u. 5).

In Anbetracht dieser überleitenden Zwischenformen dürfte wohl kein Grund mehr vorhanden sein, die Paussiden wegen ihres Nervensystems von den Carabiciden oder vielmehr den Caraboidea zu trennen, zumal dieser Gruppe noch einige Familien angehören, deren Ganglienkette noch mehr concentrirt ist als bei *Paussus* (Dytisciden, Gyriniden, siehe Fig. J).

Der Bombardirapparat (Taf. 2, Fig. 15 u. 16). Schon einige Mal wurde oben bei der Besprechung des Abdomens auf eine

Fig. F. Fig. G. Fig. H. Fig. J.

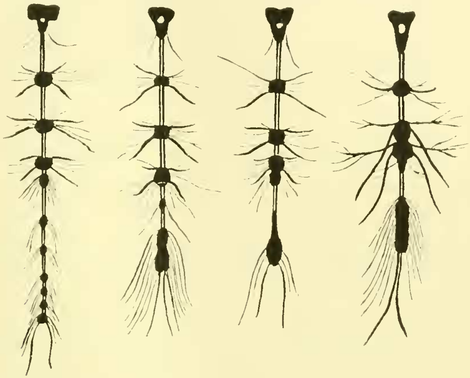


Fig. F. Schematische Darstellung des Nervensystems von *Carabus* (nach BRANDT).
Fig. G. Desgleichen von *Harpalus* (nach BRANDT).
Fig. H. Desgleichen von *Paussus turcicus*.
Fig. J. Desgleichen von *Gyrinus* (nach BRANDT).

chitinige Blase hingewiesen, die jederseits, oberhalb des Rudiments der V_8 gelegen, in der Nähe des Vorderecks der D_8 neben dem letzten Stigma nach aussen mündet. Diese Blase ist ein Bestandtheil des „Bombardirapparats", der also nicht mit dem Enddarm zusammenhängt und seine Producte nicht in diesen und von da durch die Afteröffnung nach aussen entleert (wie bei *Brachinus* etc.), sondern der ohne jede Communication mit dem Darm, jederseits selbständig an der oben angeführten Stelle nach aussen mündet. Die Blase hat retortenförmige Gestalt und besitzt eine dünne, bräunlich gefärbte, rein chitinöse Wand, die jeder Musculatur entbehrt; meistens fand ich sie angefüllt mit Luft. In diese Chitinblase mündet, kurz vor dem Austritt dieser, eine zweite, unregel-

mässig gestaltete Blase, die bedeutend grösser als die erstere ist und deren Wandung aus einem dichten Geflecht wirr sich kreuzender Muskelbündel besteht; als Inhalt traf ich eine fein granulirte Masse. Als dritter Bestandtheil des Bombardirapparats ist ein ziemlich langer, dünner, vielfach verschlungener Schlauch zu nennen, der mit der letzt genannten musculösen Blase in Zusammenhang steht und an der Basis derselben in sie mündet. Er ist fast glashell, durchsichtig und besitzt zu äusserst eine zarte Tunica propria mit vereinzelten Kernen; unter dieser liegt die dicke Wand des Rohres, deren Aussenseite unregelmässige, polygonale Felder erkennen lässt, während an ihrer Innenseite eine feine Leiste in sehr engen Spiralwindungen verläuft (Intima). Dadurch bekommt der Schlauch das Aussehen, als ob zwei Röhren in einander geschoben seien, von denen die innere sehr an eine Trachee erinnert. — Ganz ähnliche Verhältnisse theilt F. LEYDIG (20, p. 48) von dem entsprechenden Schlauch der Explodirdrüse von *Brachinus* mit; nur ist hier auch die Aussenseite des Rohres quer geringelt und nicht, wie bei *Paussus*, in polygonale Felder eingetheilt [1]). RAFFRAY (27, p. 95) nennt den beschriebenen Canal an dem Bombardirapparat der Paussiden „l'appareil sécréteur proprement dit“ und behauptet: „ce vaisseau n'aboutit à aucun faisceau de glandes“. Auch ich fand keine Drüsenbüschel; aber trotzdem müssen wir die Existenz solcher nothwendig annehmen, da wir in keinem der bis jetzt besprochenen Theile (weder im Canal, noch in den beiden Blasen) secretorische Zellen angetroffen haben [2]).

Der Vorgang der Secretion und Explosion ist wohl am besten folgendermaassen vorzustellen: In dem (allerdings noch nicht beschriebenen) Drüsenbüschel wird ein Secret gasförmiger und flüssiger Natur ausgeschieden; dieses gelangt durch den beschriebenen Canal in die musculöse Blase; hier werden die flüssigen und festen Bestandtheile aufbewahrt, während das Gas in die chitinöse Blase gepresst wird und hier bald unter einen mehr oder weniger starken Druck gelangt. Sobald nun durch irgend einen Reiz die Mündung des „Gasrecipienten“, die nach RAFFRAY einen starken

1) 20 Jahre später wurde der Bau dieses Drüsenschlauches von ROUGEMONT (28, p. 473), der die LEYDIG'sche Arbeit nicht kannte, nochmals beschrieben (als neu), doch bei weitem nicht so exact und verständlich wie durch LEYDIG.

2) Nachträglich ist es mir gelungen, bei *Paussus favieri* FAIRM. die zarten, geweihartig verzweigten Drüsen zu finden. Ich werde demnächst eine genaue Darstellung derselben geben.

Muskelsphinkter besitzt, geöffnet wird, sucht sich die Blase zu entspannen; das Gas entweicht explosionsartig und reisst die in der Muskelblase enthaltenen flüssigen Secretstoffe mit sich. Die Heftigkeit der Explosion sowohl als die Zahl derselben hängt also von der Füllung der Chitinblase, von dem Druck der hier herrscht, ab. Die jedesmalige Oeffnung des Sphinkters ist jeden Falls nur eine ganz kurze, momentane, so dass zur völligen Entspannung des Gasrecipienten eine einmalige Exhalation nicht ausreicht. Es erklärt sich daraus auch die oft beobachtete Erscheinung, dass die Bombardirkäfer und auch *Paussus* nur eine beschränkte Zahl von Explosionen hinter einander ausführen können, und dass dieselben an Stärke rapid abnehmen. Würde die Explosion durch Muskelcontraction bewirkt, so wäre dies sicher nicht der Fall.

* * *

Damit ist die Anatomie von *Paussus turcicus* in grossen Zügen dargestellt. In Bezug auf die Frage nach der systematischen Stellung der Paussiden dürften jetzt wohl die Zweifel beseitigt sein. — Die Paussiden gehören in die Familiengruppe der Caraboidea und stellen einen (allerdings aberranten) Zweig der Carabiciden dar. Der Bau des Abdomens, des Nahrungscanals, des männlichen und weiblichen Genitalsystems und endlich auch das Flügelgeäder (Taf. 2, Fig. 14) sprechen unbedingt für diese Ansicht und das Nervensystem keineswegs gegen dieselbe, was, wie erwähnt, Raffray glaubte. Absolut sicher werden wir allerdings erst dann die Frage beantworten können, wenn einmal die Entwicklungsgeschichte bekannt geworden ist[1]).

Die phyletische Entwicklung der 5 in der Arbeit genannten Familien der Caraboidea versuchte ich in folgendem Stammbaum darzustellen:

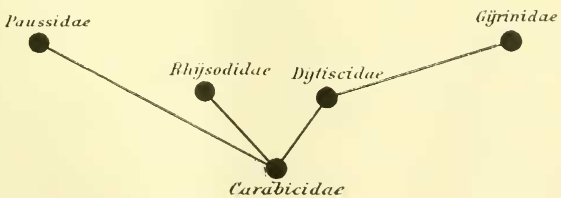


Fig. K.

1) Erichson (11) und Xambeu (40) beschreiben zwar Larven, die muthmaasslich Paussiden angehören, doch ist darauf, bevor eine Bestätigung erfolgt, kein Werth zu legen.

II. Biologie.

Allgemeineres Interesse als die Morphologie und Anatomie dürfte zweifellos die Biologie der Paussiden beanspruchen. Eine Fülle von Erscheinungen treten uns hier entgegen, höchst merkwürdig und geeignet, recht verschiedenen Auffassungen über ihre Natur Raum zu geben. Von welch hoher Bedeutung aber die Art der Auslegung sogar für eine der vornehmsten biologischen Fragen, die Selectionstheorie, ist, wird aus den folgenden Seiten noch zur Genüge hervorgehen. In Anbetracht dessen erscheint eine möglichst eingehende Behandlung der Biologie durchaus gerechtfertigt. Ich beschränkte mich daher nicht darauf, nur meine eigenen Beobachtungen mitzutheilen, sondern berücksichtigte in weitgehendstem Maasse die ziemlich umfangreiche Literatur, da durch die Beobachtungen anderer Forscher jene ergänzt und ins richtige Licht gesetzt werden. Diesen beiden Abschnitten reihen sich noch weitere zwei Capitel an, deren Inhalt grössten Theils hypothetischer Natur ist; doch glaube ich hierbei den festen Boden niemals verloren zu haben, und es dürften vielmehr die aufgestellten Hypothesen lediglich der Ausdruck der logischen, nothwendigen Folgerung aus den mitgetheilten Thatsachen sein.

Uebersicht über die bisherigen Beobachtungen über Paussiden-Biologie.

Die ersten Mittheilungen über die Lebensweise der Paussiden rühren von Afzelius (1) her. In der Sierra Leone kam *Paussus sphaerocerus* meist in der Nacht an das Licht geflogen, und Afzelius bemerkte zu seinem grossen Erstaunen, dass die Fühler leuchteten „like two lanthorns, spreading a dim phosphoric light“. Diese letztere Angabe ist sehr zweifelhaft, und Westwood glaubt, die Erscheinung auf einen Reflex des Lampenlichts zurückführen zu dürfen (39, p. 3), was um so wahrscheinlicher ist, als die Beobachtung von keinem spätern Autor bestätigt wurde.

Dupont (10, p. 3) machte zum ersten Mal die Beobachtung, dass die Paussiden die Fähigkeit zu „bombardiren“ besitzen, ähnlich wie *Brachinus*. In der Folge gelangten darüber von vielen Seiten Mittheilungen zu uns; vor allem beschreibt J. E. Boyes (3) den Vorgang des „Bombardirens“ ziemlich genau: „Two loud and very distinct crepitations, accompanied with a sensation of heat and attended by a strong acidulous scent like nitric acid“ und giebt auch

den Ort an, aus dem die Flüssigkeit austritt, nämlich die beiden Papillen an den Vorderecken der 8. Dorsalplatte. „Auf Berührung spritzen sie eine gelbliche, milchige Flüssigkeit von der Consistenz des Eiters aus, die den hintern Theil der Flügeldecken bedeckt und bald zu kleinen Körnchen eintrocknet.“ Von BOYES erfahren wir auch schon einiges über die Beziehungen von *Paussus* zu den Ameisen. Er befreite nämlich einen *Paussus fichteli* „from the gripe of a small black ant, which in spite of its struggles was bearing it along with the utmost facility, holding on by one of its antennae“ (WESTWOOD, 39, p. 182).

Weiter erhalten wir recht werthvolle Angaben über die Lebensweise der Paussiden durch GUEINZIUS (19), der aus Port Natal im Jahr 1851 an C. A. DOHRN folgende briefliche Mittheilung machte: „Port Natal scheint an Paussiden reich zu sein, da ich hier ausser 1 Art *Pentaplatarthrus* und 4 Arten *Cerapterus* noch 9 Arten andere *Paussus* gefunden habe; sämmtliche Arten parasitiren bei Ameisen, es mögen diese nun ihre Nester unter der Erde, unter Steinen oder im Holz haben. Die grössern *Paussus* hospitiren bei den grössern Ameisen, die kleinen bei den kleinern. Alle diese Thiere sind Nachtthiere und fliegen während des hiesigen Frühlings, vorzugsweise bei Gewitterluft, von 9—11 Uhr Abends umher. Auch im Februar fand ich *Paussus*, aber nur von den kleinern Arten. Ihr Flug ist rasch und eigenthümlich schwirrend, so dass ich ihn nach dem Gehör sicher vom Flug anderer Käfer unterscheide. Alle Species führen einen ätzenden Saft, den sie auf eine hörbare Art aus dem Hinterleibe beim Anfassen ausspritzen. Dieser Saft färbt bei *Pentaplatarthrus* die Fingerspitzen für mehrere Tage blutroth, bei den grössern Species *Cerapterus* purpurbraun wie Iodin, bei *Pleuropterus* brennt er die Epidermis sofort weiss-fleckig. Der Geruch dieses Saftes ist äusserst scharf ammoniakalisch und erinnert, wie bemerkt, an Iodin. Die Ausspritzung wiederholt sich, wie bei *Brachinus*, 3—4 mal, jedesmal schwächer bis zur Erschöpfung. . . .

„An einem sehr heissen Nachmittag sah ich lange Züge von Ameisen auf dem rothen Sande des Fahrwegs emsig hin und her laufen; ich bemerkte unter ihnen einen *Pentaplatarthrus*, der von einigen Ameisen bei den Antennen sauber angefasst war und in dem gemeinsamen Zug mitgeführt wurde. Meine erste Idee, dass er wider seinen Willen gewaltsam fortgeschleppt wurde, gab ich auf, als ich dies Factum an demselben und an folgenden Tagen mehrmals unter dem ähnlichen Umstand eines heranziehenden Gewitters

bestätigt fand. Ich hatte das eine Mal einen jungen Kaffer mit mir, einen eifrigen und geschickten Sammler. Als ich ihm meine Beobachtung mittheilte und er sie in natura bestätigt fand, starrte er diese sonderbare Escortirung mit grossen Augen an, und rief dann aus: »Beim Tschaka (bei dem grossen König)! die Ameisen haben Häuptlinge und führen sie spazieren!«"

Einige Jahre später berichtet GUEINZIUS (18) neue interessante Beobachtungen über den Aufenthalt der Paussiden bei den Ameisen: Die *Paussus* wurden fast stets da gefunden, wo die Eier und die Puppen (der Ameisen) aufgestapelt waren. Jedoch konnte er sie niemals davon fressen sehen. Er glaubt daher, dass sich die *Paussus* von der eingetragenen Beute nähren und hält es nicht für unwahrscheinlich, dass die *Paussus*-Larven von den Ameisen aufgezogen werden. Er bemerkte die *Paussus* öfter ganz bedeckt mit Ameisen, scheinbar an ihnen leckend und fortwährend mit den Fühlern spielend; ebenso wie bei den Aphiden. Wenn das Nest gestört wurde, so suchten einige Ameisen den *Paussus* an den Antennen mit sich fortzuziehen.

Ein anderer Entomolog in Port Natal, R. W. PLANT (24), constatirte ebenfalls Beziehungen zwischen den *Paussus* und den Ameisen, doch fasst er diese nicht als freundliche auf, sondern glaubte, dass die Ameisen die Käfer als Beute einschleppten und so lange gefangen hielten, bis sie dieselben verzehrten. Er habe öfter gesehen, wie die Käfer Anstrengungen machten zu entkommen, aber sie seien immer wieder von den Ameisen eingeholt und zurückgebracht worden.

Weitere Mittheilungen über den Aufenthalt der Paussiden bei Ameisen macht ROLAND TRIMEN (30). Dieser fand *Pentaplatarthus paussoides* WEST. meistens bei einer mittelgrossen, schwarzen Ameise und zwar entweder bewegungslos im Nest sitzend oder langsam in den Gängen umher laufend; die Ameisen schienen von dem Käfer gar keine Notiz zu nehmen. Durch einen bekannten Sammler aber erfuhr TRIMEN, dass die Ameisen höchst wahrscheinlich die Käfer melken wie die Aphiden.

Eine schärfer präcisirte Erklärung der Beziehungen zwischen den Paussiden und den Ameisen suchte zum ersten Mal A. RAFFRAY, einer der besten Paussiden-Kenner, zu geben (25). Er glaubt, dass die *Paussus* mit Einwilligung der Ameisen unter ihnen leben. „Ohne Zweifel finden die Käfer in den Ameisenbauten eine wärmere, gleichmässige Temperatur, eine mit Ameisen-

säure geschwängerte Luft, die ihnen behagt; ausserdem thierische und vegetabilische Stoffe, von den Ameisen für die Ernährung der Larven zusammengetragen, welche den von Natur trägen Paussiden passen. Durch ihre Fähigkeit, zu bombardiren, imponiren sie den Ameisen, welche aus Erfahrung gelernt haben, sie ungestört gewähren zu lassen und in Frieden zu toleriren."

Dazu bemerkt C. A. Dohrn (l. c.), er glaube, die *Paussus* würden nicht allein „aus Furcht vor den Gasexhalationen" in den Ameisennestern geduldet, sondern sie seien wohl auch eines Exsudats fähig, das den Ameisen angenehm sei. „Aus der Bombardirkunst und dem geniessbaren Reiz würde sich die Toleranz der Ameisen jeden Falls am leichtesten erklären."

L. Peringuey (22) veröffentlichte einige Jahre später eine sehr bemerkenswerthe Abhandlung, in der er uns eine Menge Beobachtungen, die er an künstlichen Nestern gemacht, mittheilt. Ich muss deshalb auf dieselben hier ziemlich ausführlich eingehen, zumal ich auch bei spätern Betrachtungen noch öfter darauf zurück zu kommen gezwungen bin. — Es werden 3 Arten behandelt: *Paussus lineatus* Thunb., *linnei* Westw. und *burmeisteri* Westw.

Den ersten, *P. lineatus*, fand Peringuey häufig auf den Abhängen des „Table Mountain" bei einer kleinen schwarzen Ameise, meistens nur ein, selten mehrere Exemplare in einem Nest. Er setzte eine Anzahl dieser Käfer mit Ameisen zusammen in ein Glasgefäss und beobachtete sie auf diese Weise 8 Wochen lang. Die *Paussus* waren meist sehr träge; nur wenn man das Nest der Sonne aussetzte, wurden sie lebhaft, versuchten zu fliegen und flüchteten unter Bohnenschoten oder andere grössere Gegenstände. Jedesmal, wenn einer der plumpen Käfer sich den Larven oder Puppen näherte, liessen die Ameisen sofort von ihrer Arbeit ab, ergriffen den erstern und versuchten ihm eine andere Direction zu geben. Obwohl der *Paussus* sich dagegen stemmte, gelang es den Ameisen stets durch kräftiges Zerren an den Fühlern, den Käfer in schnellem Tempo vorwärts zu bringen.

Betreffs des Bombardirvermögens theilt Peringuey mit, dass die *Paussus* niemals auf Berührung durch die Ameisen von dieser Fähigkeit Gebrauch machten, sondern nur auf Berührung mit einem fremden Körper. Es fanden dann meist eine Reihe deutlich hörbarer Explosionen statt, wobei die Flügeldecken mit einer gelblichen Substanz bedeckt wurden. Auch die Copulation beobachtete unser Autor einige Mal, dabei soll das ♂ auf dem ♀ sitzen, die

Mandibeln des ♂ in der Aushöhlung des Thorax vom ♀ gelegen; einige Paare sollen 24 Stunden in dieser Position verharrt haben. 1 ♂ habe in 4 Tagen 5 ♀♀ befruchtet (?). Eine Eiablage konnte Peringuey nicht bemerken. Auch die Nahrungsaufnahme blieb im Dunkeln; niemals hätten die *Paussus* selbständig Nahrung zu sich genommen, und ebenso wenig seien sie von den Ameisen gefüttert worden.

Die zweite der oben genannten Arten, *Paussus linnei*, fand Peringuey an derselben Localität, aber bei einer andern Ameise. Er scheint viel lebhafter zu sein als *P. lineatus* und bombardirt „with great vivacity without slakening its speed". Wenn ein *Paussus* sich den Ameisenpuppen näherte, fielen die grossköpfigen Arbeiter (Soldaten) darüber her und verstümmelten oder tödteten ihn (!).

Paussus burmeisteri Westw. endlich ist äusserst träg; im Gegensatz zu den beiden ersten fand Peringuey diesen gewöhnlich unter Steinen, unter denen keine Ameisen lebten, zwei Mal allerdings auch bei Ameisen und zwar derselben Art, bei der *linnei* vorkommt. Sehr interessant ist folgende Geschichte, die Peringuey von *burmeisteri* beobachtete und aus der zu ersehen ist, welch gewaltige Wirkung die Gasexhalationen der Paussiden auf die Ameisen ausüben. „I once captured", erzählt unser Autor, „one that was being dragged by one major and three minor workers towards a very small colony of ants, it was simply opposing its force of interness to the efforts of its would be captors lying on its back, with its antennae stiffened; but as soon as I had touched it with a straw it discharged its artillery, stunning, apparently to death, the minor workers, and doubling up the major, who kept on staggering for a very long time" (p. 138).

Nachdem wir oben schon zuerst durch Gueinzius und dann durch Peringuey erfahren haben, dass die *Paussus* mit Vorliebe solche Plätze aufzusuchen pflegen, an denen die Ameisenlarven und -puppen aufgestapelt liegen, so lag die Vermuthung nahe, es könnte sie vielleicht nach letztern gelüsten.

Dies wird zur Gewissheit durch weitere, äusserst wichtige Beobachtungen, die Peringuey mit Hülfe von Lubbock-Nestern in den folgenden Jahren zu machen Gelegenheit hatte, die er in einer zweiten Arbeit veröffentlichte (23). „The Paussi feed on the larvae of ants" berichtet dort genannter Forscher. „I saw the Paussi deliberately seize the larvae between their jaws and devour them,

using often their legs to hold the prey to the ground; they would abandon it when thoroughly mangled and begin with another.“ Warum vertreiben denn die Ameisen diese gefährlichen Larven- und Puppenräuber nicht? fragt PERINGUEY des weitern. Wenn auch die *Paussus* ungleich grösser seien als die Wirthsameisen, so müssten doch letztere in ihrer weit überlegenen Anzahl die erstern unschwer bezwingen können. Sie machen aber gar keine Anstalten dazu; „instead of that they evidently tolerate them, and yet it is distressing to watch the efforts of the nurses to protect the larvae under their care; they go so far as to remove whole heaps of eggs and larvae in the midst of which a Paussus is busy munching.“ Die Ameisen greifen den gefrässigen Käfer nicht an, wie doch sonst ihre Gewohnheit, sondern sie versuchen ihn mit Güte von den Larven weg zu schmeicheln.

Dieses sehr auffallende Verhalten der Ameisen sucht PERINGUEY lediglich mit der Bombardirfähigkeit der Paussiden zu erklären, eine Annahme, die früher schon RAFFRAY ausgesprochen hatte (siehe oben). Durch die vielen schlimmen Erfahrungen hätte sich bei den Ameisen allmählich ein solch hochgradiger Furchtinstinct vor den explosiven Käfern herausgebildet und befestigt, dass sie gegen die *Paussus* gar nicht feindlich vorzugehen wagten und es vorzögen, den Demüthigen zu spielen und es mit Güte zu versuchen. Von einer Beleckung von Seiten der Ameisen erwähnt PERINGUEY nichts.

Auch RAFFRAY konnte, wie er in seiner zweiten grossen Abhandlung ausdrücklich mittheilt, eine solche (Beleckung) niemals beobachten. „Je n'ai jamais vu les fourmis se livrer sur les Paussus à ces caresses antennaires qu'elles prodiguent aux pucerons, ni sucer, comme chez ces derniers, aucune partie du corps du Paussus“ (26, 3. partie, p. 2). Ebenso wenig sah er den Käfer je Nahrung zu sich nehmen. Seine frühere, oben erwähnte Ansicht über die Duldung der *Paussus* seitens der Ameisen modificirt er jetzt dahin, dass er nicht mehr lediglich das Bombardirvermögen dafür verantwortlich macht, sondern den Paussiden Eigenschaften, die den Ameisen Nutzen bringen, zuschreibt. „Les Paussus sont si abondamment munies, soit sur le thorax, soit sur le pygidium, de faisceaux de poils, propres à être sucés par les fourmis, qu'il est très probable, que c'est réellement à leur usage“ (l. c. p. 5).

Auf recht eigenartige Weise sucht KIRBY (siehe 37) die Freundschaft zwischen *Paussus* und Ameisen zu erklären: er nimmt an,

dass die letztern die des Bombardirens mächtigen Käfer als „available artillery“ zum Schutz gegen heranziehende feindliche Truppen verwendeten und gewissermaassen als Gegenleistung den *Paussus* den Aufenthalt in ihrem Staat erlaubten (!). Jeden Falls erscheint diese Deutung KIRBY's etwas gesucht und einer reichen Phantasie entsprungen.

Ganz anders geht E. WASMANN, unstreitig der beste Kenner der Myrmecophilen, an die Beantwortung der interessanten Frage (37). Obwohl es ihm niemals vergönnt war, einen *Paussus* lebend zu beobachten, verstand er es dennoch, eine den thatsächlichen Verhältnissen höchst wahrscheinlich entsprechende Erklärung des Bandes, das zwischen Ameisen und *Paussus* besteht, zu geben. Ausser den oben mitgetheilten Berichten der verschiedenen Beobachter benutzt WASMANN vor allem bestimmte morphologische Charaktere und glaubt auf Grund dieser die *Paussus* zu den „echten Gästen“ oder den Symphilen stellen zu müssen, d. i. solchen Gesellschaftern, die eine wirkliche gastliche Pflege von Seiten ihrer Wirthe geniessen, von ihnen gefüttert und beleckt oder wenigstens gefüttert oder beleckt werden (34, p. 412). Diese Folgerung schien um so mehr berechtigt, als es genanntem Autor im Laufe der Zeit gelungen ist, die Existenz specifisch myrmecophiler Charaktere, das sind Anpassungsproducte an das Zusammenleben mit den Ameisen, nachzuweisen (Trichome, Reduction bestimmter Mundtheile, eigenartige Fühlerbildung etc.). Nicht nur, dass diese Merkmale uns darauf hinweisen, dass der betreffende Träger derselben bei Ameisen lebt, sind dieselben meistens noch derart differenzirt, dass wir sogar die Art des Gastverhältnisses davon abzulesen vermögen.

Je mehr Beobachtungen an lebenden Myrmecophilen zu uns gelangen, desto mehr Bestätigungen erfährt dieser wichtige Erkenntnissatz WASMANN's; und gerade die Paussiden sind dafür wieder ein schönes Beispiel, wie aus den folgenden Abschnitten hervorgehen wird.

Ausser den theoretischen Ableitungen theilt WASMANN auch einige neue biologische Beobachtungsthatsachen nach brieflichen Berichten einiger Correspondenten mit, und diese darf ich, der Vollständigkeit halber, hier nicht unerwähnt lassen: Herr PASTEUR fing auf Java ziemlich zahlreich *Paussus kannegieteri* WASM. und *ritsemae* WASM. in den Nestern von *Pheidole plagiaria* SM. Die genannten Käfer „spazierten ruhig und phlegmatisch in der Mitte der aufgeregt und erbittert umherlaufenden Ameisen herum. Man musste

sie rasch in Sicherheit bringen, da sie eine Neigung zeigten, unter der Erde sich zu verbergen. Die Ameisen nahmen so gut wie gar keine Notiz von den Käfern, nur wenn eine Begegnung stattfand, wurden letztere mit den Fühlern betastet, und es hatte den Anschein, als ob die Ameisen dabei hauptsächlich die ausgehöhlte Stelle der Oberseite des *Paussus*-Fühlers bevorzugten (35, p. 72 u. 73). — Von einem andern Correspondenten, P. CARDON S. J. aus Westbengalen, erfuhr WASMANN, dass die *Paussus* beim Aufdecken der Ameisennester „von ihren Wirthen oft gleich der eigenen Brut fortgetragen und in Sicherheit gebracht werden“ (37, p. 18).

Endlich sei noch einer Mittheilung Erwähnung gethan, die der Reisende H. FRUHSTORFER mir brieflich zu machen die Güte hatte. Dieser fing die *Paussus* in Java niemals bei Ameisen, sondern gewöhnlich in Pferdeställen im Mist oder Abends an der Lampe.

Bevor ich die Uebersicht über die bisher gemachten Beobachtungen über die Lebensweise der Paussiden beschliesse, muss ich noch kurz eine Arbeit von J. C. LOMAN (21) berühren, die über die chemische Natur der Bombardirflüssigkeit einigen Aufschluss giebt. Genannter Autor fand nämlich in dem Secret von *Cerapterus 4maculatus* freies Iod. Die weitern Angaben über Analdrüsen, die in das Rectum münden sollen, erscheinen in Anbetracht der oben beschriebenen Lage der Bombardirdrüsen sehr zweifelhaft.

Ueberblicken wir nun die Mittheilungen, die uns bis jetzt über Paussiden-Biologie zugegangen, so fällt uns zunächst auf, dass dieselben meist nur ganz fragmentarischer Natur sind, und sodann, dass sie bezüglich ihres Inhalts vielfach sehr weit aus einander gehen, ja sogar oft direct entgegengesetzt lauten. Dafür dürfte vor allem der Umstand verantwortlich zu machen sein, dass es bis vor kurzem an leitenden Gesichtspunkten für die Beobachtung fehlte, sodann ist aber auch nicht zu übersehen, dass in Anbetracht der grossen morphologischen Vielseitigkeit in der Familie der Paussiden zweifellos auch die Biologie grosse Verschiedenheiten aufweist.

Eigene Beobachtungen über die Lebensweise von *Paussus turcicus* FRIV.

Schon im Jahre 1895 fing ich bei Biledjik, einem kleinen an der anatolischen Bahn gelegenen Ort im westlichen Kleinasien, einige Exemplare des *Paussus turcicus*, ohne jedoch damals auf die Biologie

desselben näher einzugehen. Um dies nachzuholen, besuchte ich im Frühjahr 1897 denselben Platz nochmals und hatte guten Erfolg. Der Fundplatz ist ein schmales, von steilen Wänden begrenztes Felsenthal, das sich ein reissender Bach, der unweit der Station in den Pursak mündet, ausgegraben hat. Am Ufer dieses Wassers finden sich unter Steinen zahlreiche Colonien von *Pheidole pallidula* Nyl., einem Myrmiciden, der an den grossköpfigen Soldaten unschwer zu erkennen ist und der sich als normale Wirthsameise von *Paussus turcicus* erwiesen hat.

Der erste der genannten Käfer wurde am Abend des 6. April in einer schwachen *Pheidole*-Colonie, die ausserdem noch *Thorictus grandicollis* beherbergte, entdeckt; er sass an der Unterseite des Steines und war vollständig bedeckt von Arbeitern. Der nächste Morgen blieb lange resultatlos, bis wir endlich durch Aufheben von grossen Steinen, die tief in der Erde steckten, eine sehr grosse Ameisencolonie, die sich auch noch unter einige benachbarte Steine erstreckte, blosslegten. Nicht weniger als 5 *Paussus* lieferte uns dieses Nest, doch leider konnte ihre natürliche Position nicht beobachtet werden, da durch das Ausheben der Steine stets Erde nachrutschte und im Staat alles in Unordnung und Aufregung gebracht wurde. Ebenso verhielt es sich mit den letzten 3 *Paussus*, die wir ebenfalls zusammen aus einer grossen Colonie unter tiefen Steinen hervorholten.

Die Käfer wurden nun mit einer Anzahl Ameisen, getrennt nach den Colonien, in denen sie gefunden, eingetragen und ebenso in die künstlichen Nester gezwingert, so dass ich also im Ganzen deren 3 hatte: Nest I mit 1 *Paussus* und 1 *Thorictus*, Nest II mit 5 und Nest III mit 3 *Paussus*. Mit dieser lebenden Beute zog ich nun weiter und konnte während der nachfolgenden 4wöchentlichen Reise im Innern Kleinasiens, während der Heimfahrt nach Deutschland und auch noch in der Heimath selbst das Thun und Treiben des interessanten Käfers unter den Ameisen beobachten.

Die Aufzeichnungen, die ich darüber machte, lassen sich etwa folgendermaassen zusammenfassen: Die *Paussus* sitzen gewöhnlich in den von den Ameisen gebauten Gängen, einen äusserst phlegmatischen oder vielmehr hülflosen Eindruck machend. Die Fühler bleiben meist ruhig, seitwärts ausgestreckt; von einer trillernden oder zitternden Bewegung, die auf einen Verkehr (Sprache) mit den Ameisen (wie bei *Claviger*, *Lomechusa* etc.) schliessen liesse, war nichts zu bemerken. Selten traf ich die *Paussus* allein, meistens waren sie

von einer grössern Anzahl Ameisen (☿☿) umgeben und bedeckt; ein Theil derselben sitzen um den Käfer herum und spielen mit ihren Fühlern auf seiner Oberfläche, während die übrigen eifrigst damit beschäftigt sind, ihn zu belecken, was ich mit der Lupe sehr deutlich erkennen konnte. Keine Stelle des Körpers wird davon ausgenommen: die Fühler an ihrer Aussenseite wie in der Aushöhlung, der Kopf, das Halsschild, die Flügeldecken, das Pygidium, die Beine, die Unterseite, kurz die ganze Oberfläche des *Paussus* wird beleckt und zwar mit grosser Gier. Dass irgend eine Stelle (z. B. Trichombüschel) dabei besonders bevorzugt würde, konnte ich nicht bemerken; nur die Flügeldecken dürften vielleicht etwas häufiger aufgesucht worden sein. Die Beleckung geschieht mit grosser Gründlichkeit, und ich konnte öfter sehen, wie eine Ameise an der Spitze der Flügeldecken damit anfing und sich langsam Stück für Stück nach vorn durcharbeitete, bis sie an der Basis angekommen war. Ueberaus drollig sah es sich auch an, wenn, wie es öfters vorkam, eine grössere Zahl Ameisen um die Paussiden-Fühler herumsassen und ihre Köpfe tief in die Aushöhlung derselben steckten, gleich als ob sie in „tiefen Zügen" daraus trinken wollten.

Ich möchte hier gleich noch hervorheben, dass die Arbeiter gegen das einzige *Pheidole*-♀, das Nest II enthielt, sich genau so benahmen, wie es oben geschildert wurde. Auch das Ameisen-♀ sass, wie unser *Paussus*, meist sehr träg in den Gängen und war stets umlagert von einer grossen Menge Arbeiter, die vielfach mit den Fühlern auf ihm herumspielten und es sehr eifrig beleckten. Die Uebereinstimmung der beiden Bilder erschien um so grösser, als das *Pheidole*-♀ sowohl an Grösse als auch in Bezug auf die Färbung und Oberflächensculptur dem *Paussus turcicus* ziemlich nahe kommt.

Die an dem *Paussus* herumarbeitende Ameisengesellschaft wird plötzlich in ihrer Behaglichkeit gestört: der Käferkoloss setzt sich in Bewegung, aber nicht etwa aus eigener Initiative, sondern er wird gezogen und zwar von einer einzigen, kleinen Arbeiterin. Diese packt ihn an den Fühlern, und selbst rückwärts gehend, zieht sie den Riesen, scheinbar ohne besondere Kraftanstrengung, dahin, wohin es ihr gerade beliebt. Eine Anzahl Ameisen folgen dem sonderbaren Gefährt und setzen im Laufen das Lecken und Herumspielen mit den Fühlern fort. Da kommt ein Engpass, zu eng für den *Paussus*; die ziehende Arbeiterin macht

die grössten Anstrengungen, ihn durchzuzwängen, sie reisst den Fühler hin und her und dreht ihn um seine Längsaxe, jedoch ohne Erfolg. Nach einiger Zeit giebt sie ihre Bemühungen auf, lässt den Käfer stehen und zieht von dannen. Dieses Herumziehen im Nest konnte ich jeder Zeit beobachten; alle Augenblicke kam so ein seltsamer Transport durch die verschiedenen Gänge gezogen. Wenn dabei auch meistens die Fühler als Angriffspunkt für die Ameisenkiefer dienten, so waren sie es doch nicht ausschliesslich, und mehrmals sah ich Ameisen am Pygidialrand, an den rauh sculptirten Wangen oder an den Beinen ihre Mandibeln zum Zweck des Fortziehens einsetzen. Uebrigens werden auch die Fühler nicht an einer bestimmten, sondern an sehr verschiedenen Stellen gepackt: am 1. Glied, an der Verbindung des 1. und 2. Gliedes und am 2. Glied, hier sowohl in der Mitte als an der Spitze, über die Aushöhlung hinweg an den beiden Aussenseiten als auch nur an der einen (vordern oder hintern) Wand des Bechers (siehe Fig. L).

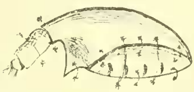


Fig. L. Fühler von *Paussus*. Die Stellen, an denen die Ameisen beim Transport angreifen, sind mit * bezeichnet.

Was die Nahrungsaufnahme unseres *Paussus* betrifft, so konnte ich lange Zeit ebenso wenig wie Raffray eine solche beobachten, obwohl ich mein besonderes Augenmerk darauf gerichtet hatte. Die Käfer reagirten absolut nicht auf die vorgesetzte Speise, mochte diese nun vegetabilischer Natur sein oder aus Fleisch bestehen: Honig, Obst, Zucker, Eigelb, todte Käfer, Maden, Raupen, Larven, nichts schien ihnen zu munden. Da nun Peringuey beobachtet hatte (23), dass seine Versuchs-*Paussus* an den Puppen und Larven der Wirthsameisen frassen, so versuchte ich es auch damit und gab in Ermangelung von *Pheidole*-Larven solche von *Lasius alienus*, sowohl unverletzt als auch angestochen, in die Nester. Die Ameisen machten sich sofort darüber, sie zu verzehren, die *Paussus* dagegen blieben auch dieser Speise gegenüber gleichgültig. Ich wiederholte diesen Versuch noch öfter, setzte auch einige Mal mehrere *Paussus* mit Ameisenlarven isolirt in ein kleines Glasgefäss [1]), niemals aber gelang es mir, ihre Fresslust damit zu

1) Dabei ereignete sich einmal folgende interessante Episode: Als ich eines Morgens nach dem Erfolg des Versuchs sah, war ich nicht wenig erstaunt, dass alle *Lasius*-Puppen aus der Glasdose verschwunden waren; auch einige kleine *Pheidole*-Arbeiter, die zufällig mit in das

reizen. Endlich, nach 6 Wochen hatte ich Erfolg: ich setzte ihnen zerquetschte kleine Teichschnecken (Limnäen) vor, und sofort kam Bewegung in die sonst so phlegmatische *Paussus*-Gesellschaft. Selbständig liefen sie von allen Seiten der wohlduftenden Speise zu und begannen gierig daran zu fressen, was ich ganz deutlich mit der Lupe beobachten konnte.

Das Bombardirvermögen, eine nach frühern Autoren äusserst auffällige Erscheinung in der Biologie der Paussiden, trat bei meinem Versuchsthier ganz in den Hintergrund. Im Nest sah ich *Paussus turcicus* niemals bombardiren, selbst wenn die Ameisen recht grob mit ihm umgingen. Ich nahm daher den einen oder andern *Paussus* heraus und versuchte, ihn auf irgend eine Weise dazu zu bringen, seine Kunst zu zeigen. Auf eine leise Berührung mit einem Strohhalm, wie GUEINZIUS u. A. berichten, reagirte er überhaupt nicht, auch eine ziemlich kräftige Berührung mit dem Finger machte wenig Eindruck. Erst als ich anfing, ihn ordentlich zwischen den Fingern zu quetschen, hörte ich ein ganz leises, kurzes Geräusch und sah gleich darauf auf der weissen Papierunterlage zwei kleine gelbe Flecken. Von einer „dichten bläulichen Gaswolke“, von der die Explosion begleitet sein soll, konnte ich mit dem besten Willen nichts bemerken.

Ueber die internationalen Beziehungen des *Paussus turcicus*, d. h. die Art der Aufnahme des genannten Käfers von Seiten anderer Ameisencolonien, kann ich nur Folgendes berichten: Ich setzte den einzigen *Paussus* von Nest I in Nest II, in dem sich bereits 3 *Paussus* befanden. Zuerst grosse Aufregung im Staat: Arbeiter und Soldaten versammeln sich in Massen um den Fremdling und versuchen, ihn mit den Mandibeln anzugreifen; doch sehr bald, nach einigen Minuten schon, trat wieder Ruhe ein, und einige Arbeiter fingen an, an den Fühlern zu lecken. Nach Kurzem sass

---

Gefäss gelangten, lagen todt da! Was lag näher als die 3 *Paussus* für das Geschehene verantwortlich zu machen; waren doch sonst keine Lebewesen mehr in dem Käfig! Glücklicher Weise wurde ich eines Bessern belehrt und konnte gerade noch einen der Diebe mit der Beute über die Glaswand klettern sehen. Es war ein *Lasius alienus* und zwar aus der Colonie, aus der die den *Paussus* vorgesetzten Larven stammten. Nach kurzer Zeit war unsere Diebin bei ihrem Nest, das $^1/_2$ m von dem Glasgefäss entfernt auf demselben Tisch stand, angekommen, und bald hatte sie die Puppe durch eine enge Oeffnung in das alte Lager zurückgebracht.

der Käfer voll von Ameisen und wurde ebenso gierig beleckt wie die 3 einheimischen *Paussus.* In der Folge setzte ich noch öfters *Paussus* von Nest II in Nest III und umgekehrt, und jedes Mal spielten sich dieselben Scenen ab: zuerst Aufregung im Volk, bald aber wieder die alte Ruhe und dicke Freundschaft mit dem Fremdling. Leider konnte ich keinen Versuch machen mit *Pheidole*-Colonien, die vordem ohne Gäste waren.

Einen ganz andern Erfolg hatte ich, als ich einen *Paussus* von Nest II in Nest V, in dem ein starkes Volk von *Lasius alienus* Först. mit mehreren *Claviger* (*katharinae* Escher. und *olympicus* Escher.) und einigen *Hetaerius ferrugineus* eingezwingert war, brachte. Sofort gerathen die *Lasius* in die heftigste Aufregung, zittern an allen Gliedern, und sobald eine Ameise mit den Fühlern den plumpen Gast berührt, öffnen sich plötzlich reflectorisch die Mandibeln so weit als möglich, während sich zugleich das Abdomen des erzürnten Thieres stark ventralwärts und nach vorn krümmt (Angriffstellung). Auf allen Seiten ist der arme *Paussus* von solch wüthenden Gestalten umringt und wird an den verschiedensten Stellen angegriffen. Zweifellos wäre der Käfer, der sich nicht im geringsten wehrte, in kürzester Zeit überwältigt und zerstückelt worden, wenn ich ihn nicht von seinen Peinigern befreit hätte; einige von diesen hatten sich schon so verbissen, dass ich meine Noth hatte, die abgerissenen Köpfe loszulösen. Bei *Lasius alienus* scheint also unser Pausside keine grossen Sympathien zu erwecken. Am meisten nahm mich Wunder, dass der *Paussus* seiner Bombardirkunst sich nicht bediente, um die ganze feindliche Gesellschaft durch einige Explosionen in die Flucht zu jagen.

Das freundschaftliche Verhältniss zwischen *Paussus* und *Pheidole*, wie ich es oben geschildert, scheint mitunter auch etwas getrübt zu werden; denn eines Morgens fand ich im Nest III einen *Paussus* (♂) zerstückelt (mit abgerissenen Flügeldecken etc.), wofür ohne Zweifel die Ameisen verantwortlich zu machen sein dürften.

Da es mir gar nicht gelingen wollte, die *Paussus*-♀♀ zur Eiablage zu bringen, so richtete ich, in der Voraussetzung, dass letztere vielleicht ausserhalb der Ameisencolonien erfolge, ein grösseres Terrarium ein, in dem den verschiedensten Bedürfnissen Rechnung getragen war: es wurde ein grösseres Gefäss mit Wasser, sehr feuchter und auch ganz trockener Sand, Moos, faules Holz, Laub, Steine hineingegeben und nun die beiden noch bestehenden Nester II

und III in ziemlicher Entfernung eingesetzt. Die Ameisen verliessen, die *Paussus* mit sich führend, ihr altes, recht trocknes Nest und bezogen den feuchtern Raum unterhalb des letztern; sie schienen sich bald recht heimisch zu fühlen, so dass ich schon anfing zu hoffen. Doch wie bitter wurde ich am andern Morgen enttäuscht! Fast alle Ameisen waren verschwunden, ebenso die meisten *Paussus*, nur 2 von den letztern waren noch vorhanden und zwar sassen sie, von einigen wenigen Ameisen umgeben, in einer Ecke des Terrariums, und wiesen mir dadurch zugleich die Ausgangspforte, durch die der Zug seinen Weg genommen: eine einzige kleine Oeffnung, die man zuzulöthen vergass, liess die Thiere entkommen. Die beiden zurückgebliebenen *Paussus* wurden jeden Falls von den Ameisen bis hierher mitgezogen und sollten vielleicht auch eben durch das enge Loch gezerrt werden, als ich sie überraschte. Die ganze übrige Gesellschaft kam mir niemals mehr zu Gesicht; sie verbargen sich in den Räumen des hiesigen Zoologischen Instituts, und weder das gründlichste Durchsuchen derselben noch überall ausgelegter Köder vermochte die Asiaten wieder an das Tageslicht zu bringen.

Dieser misslungene Versuch bildete den Schluss der Beobachtungen; die 2 lebenden *Paussus* verfielen dem Scalpell und lieferten mir das hauptsächlichste Material zu der anatomischen Darstellung. So ist denn ein wichtiger Theil in der Biologie der Paussiden, die post-embryonale Entwicklung, noch unaufgeklärt; doch steht bei dem grossen Interesse, das man gegenwärtig den Paussiden entgegenbringt, zu hoffen, dass auch diese Frage nicht mehr lange der Lösung harren wird.

Versuch einer Erklärung der mitgetheilten Beobachtungsthatsachen.

Unsere weitere Aufgabe besteht darin, auf Grund der im vorigen Abschnitt mitgetheilten Beobachtungen festzustellen, welcher Art die Beziehungen zwischen unserm *Paussus* und *Pheidole* sind und welche Ursachen ihnen zu Grunde liegen.

Dass irgend welche Beziehungen zwischen beiden bestehen, geht schon daraus hervor, dass *Paussus turcicus* stets bei der genannten Ameise gefunden wurde. Das träge, unbeholfene Benehmen, das ersterer an den Tag legt, lässt uns schon etwas weiter schliessen. Es zeigt uns, dass der Käfer wenig eigene Initiative besitzt, eine Erscheinung, die wohl als Rückbildung, veranlasst durch die Unterstützung, die Be-

mutterung von Seiten der Ameisen, aufzufassen sein dürfte. Am besten ist dieser Zustand als „Verwöhnung" zu bezeichnen, die ja auch beim Menschen ganz ähnliche Symptome (Erschlaffung der Energie, Unbeholfenheit und auch physische Rückbildungen) hervorruft.

Von grösster Wichtigkeit für unsere Frage ist die Beobachtung, dass die *Paussus* stets von Ameisen umlagert und beleckt werden. Es fragt sich nun, welches Motiv dieser Handlung zu Grunde liegt, zu welchem Zweck sie geschieht. E. Wasmann nimmt an, dass alle Symphilen, die von den Ameisen beleckt werden, ein Secret ausschwitzen, das, seiner chemischen Natur nach vielleicht ein ätherisches Oel, auf „den Geschmacksinn der Ameisen einen angenehm narkotischen Reiz ausübt" (34). Danach wäre es also lediglich eine Art Genussucht, die die Ameisen zur Beleckung treiben sollte. Ich kann dem in so fern nicht ganz beistimmen, als ich vermuthe, dass ausserdem noch ein anderes Moment eine Rolle spielt, nämlich der bei den Ameisen so mächtig entwickelte Pflegetrieb, speciell der Reinigungstrieb. Dafür spricht einmal der Umstand, dass unser *Paussus* nicht bloss an den Secretionsstellen beleckt wurde, sondern überall, am ganzen Körper, und sodann war das Benehmen der Arbeiter in Nest II ihrem einzigen Weibchen gegenüber genau dasselbe wie bei dem *Paussus*. Nehmen wir nun in diesem Fall eine Ausübung des Pflegeinstincts an, so dürfte auch in jenem dieser mit betheiligt sein. Die Auslösung des Reinigungstriebes kann sowohl durch Täuschung (Nachahmung der Gestalt, Sculptur, des Geruches etc.) geschehen als auch dadurch, dass der betreffende Gast auf die Ameisen angenehm wirkt. Ich bin ja weit entfernt, die Wasmann'sche Beleckungstheorie auszuschalten, im Gegentheil, auch ich sehe in dem angenehmen Secret einen Hauptreiz für die Ameisen zur Beleckung, doch nicht den ausschliesslichen, und es dürfte im Hinblick auf die genannten Gründe wohl anzunehmen sein, dass auch der Reinigungstrieb sich dabei geltend macht. Ich sehe also in der Beleckung der *Paussus* von Seiten der *Pheidole*-Arbeiter nicht ausschiesslich eine Befriedigung der Sucht nach dem betreffenden Secret, sondern auch die Bethätigung eines Zweiges des allgemeinen Pflegeinstincts, nämlich des Reinigungstriebes.

Noch in einer andern Weise äussert sich in unserm Falle der allgemeine Pflegeinstinct. Wie oben mitgetheilt, werden die *Paussus*

von den Ameisen sehr häufig im Nest herumgezogen und zwar zunächst, wie es scheint, ohne jeden Grund, ohne jede äussere Veranlassung, ebenso wie die Eier, Larven und Puppen häufig scheinbar zwecklos von den Arbeitern herumgeschleppt werden. Solche Handlungen nun, die weder einem ernsten Anlass entspringen, noch einem ernsten Zweck dienen, bezeichnen wir als „spielartige“ oder kurz als „Spiel“. KARL GROOS (17) hat aber gezeigt, dass das Spiel keine zwecklose Verausgabung überschüssiger Lebenskraft darstellt, sondern vielmehr eine ganz hervorragende biologische Bedeutung besitzt, in so fern als es eine instinctive Vor- oder Einübung für spätere ernstere Fälle erzielt. Wir dürfen also auch für solche Handlungen, die zunächst ohne jeden ernsten Anlass ausgeübt zu werden scheinen, annehmen, dass sie, wenn auch vielleicht in etwas veränderter Form, doch einmal ernsten Zwecken dienen werden. Für unsern Fall liegen diese letztern auf der Hand: jede Gefahr, die dem Nest und dem Leben der Inwohner droht, giebt einen ernsten Anlass für die Ameisen ab, die ihnen angenehmen Käfer, ebenso wie ihre eigene Brut, mit sich fortzuziehen und in Sicherheit zu bringen. Dass die Ameisen bei Gefahr oder bei Umzügen thatsächlich so handeln, beweisen sowohl die oben berichteten Angaben von GUEINZIUS und P. CARDON (WASMANN) als auch meine eigenen Beobachtungen.

Wie wir oben in der Beleckung die Ausübung des Reinigungstriebes erblickten, so erkennen wir in dem Herumziehen der *Paussus* durch die Ameisen die Bethätigung desjenigen Zweiges des allgemeinen Pflegeinstincts, der auf den Schutz der ihnen anvertrauten Wesen gerichtet ist.

Ein dritter und zwar der wichtigste Zweig des allgemeinen Pflegeinstincts, der Fütterungstrieb, wird durch unsern *Paussus* nicht ausgelöst, während dies bekanntlich bei manchen unserer einheimischen Myrmecophilen (*Claviger*, *Lomechusa* etc.) der Fall ist. Wie wir oben erfahren haben, empfängt *Paussus turcicus* die Nahrung nicht aus dem Munde der Ameisen, sondern nimmt dieselbe selbständig zu sich. Weiter lehrte die Beobachtung, dass der genannte Käfer carnivor ist und in der Auswahl der Speise sehr penibel vorgeht. Dadurch werden wir wieder an PERINGUEY's (23) Mittheilung, wonach seine Versuchs-*Paussus* sich an der Brut der Wirthsameise vergriffen haben sollen, erinnert, und, wie mir dünkt,

erhält diese durch meine Beobachtung eine neue Stütze. Dass der Versuch mit den vorgesetzten *Lasius*-Puppen nicht positiv ausfiel, spricht keineswegs dagegen, wenn wir einerseits den heikeln Geschmack des *Paussus*, andrerseits den verschiedenen Nestgeruch der Bewohner (auch der Eier, Larven, Puppen) der verschiedenen Colonien berücksichtigen. Unter diesen Umständen ist es sehr wohl verständlich, dass die *Paussus* sich nicht gleich auf die *Lasius*-Puppen, die vielleicht einen ihnen widerlichen Geruch besitzen, gestürzt haben. Aber auch abgesehen davon, führt uns eine andere Erwägung nothwendig zu der Annahme, dass die Nahrungsaufnahme des *Paussus* einen parasitären Charakter an sich hat. Woher sollen die plumpen Käfer, die sich Zeit Lebens oder auch nur für einen längern Lebensabschnitt tief unter der Erde mitten im Ameisennest aufhalten, ihre Fleischkost nehmen? Entweder von der Ameisenbrut oder von der von den Ameisen eingeschleppten Beute! In beiden Fällen liegt Parasitismus vor: im ersten Brutparasitismus, im zweiten Beuteparasitismus.

Eine sehr untergeordnete Rolle in dem Verhältniss zwischen *Paussus* und *Pheidole* scheint das Bombardirvermögen zu spielen. Sah ich doch unsern Käfer während 8 Wochen niemals von dieser Fähigkeit Gebrauch machen und hörten wir oben von Peringuey und andern Forschern dasselbe. Obwohl *Paussus linnei* West. auf Berührung mit einem Strohhalm „with great vivacity“ bombardirte, blieb er den Angriffen der Ameisenkiefer gegenüber stumm und ging in seiner Duldsamkeit sogar so weit, sich in Stücke reissen zu lassen, ohne die den Ameisen so gefährliche Waffe zu benutzen. Ebenso benahm sich, wie oben erzählt, einer meiner Versuchs-*Paussus*, der, in eine Colonie von *Lasius alienus* gesetzt, von dieser Ameise aufs heftigste angegriffen wurde und in kürzester Zeit erlegen sein würde, wenn ich ihn nicht befreit hätte.

Jeden Falls sprechen schon diese beiden Fälle direct gegen die Ansicht Peringuey's, als sei es lediglich die Furcht vor den Explosionen, die die Ameisen zu dem gastfreundlichen Benehmen bestimmten. Im Gegentheil, das Bombardirvermögen dürfte nach meinen Beobachtungen bei den Paussiden, die streng myrmecophil leben, seine Bedeutung verloren haben. Bei den nicht streng myrmecophil lebenden Verwandten dagegen mag es wohl die biologische Bedeutung haben, sie auf den Raubzügen zu schützen, resp. ihnen eine Waffe in die Hand zu geben. Die Bombardirdrüsen dürften also weniger als Anpassungscharakter

an die myrmecophile Lebensweise als vielmehr als Erbstück nicht myrmecophiler, sondern höchst wahrscheinlich vom offenen Raub lebender Ahnen anzusehen sein.

Bei dem, wie eben dargelegt, sehr gastfreundlichen Entgegenkommen der Ameisen muss die oben berichtete Beobachtung, wonach ein *Paussus* von den Ameisen zerstückelt wurde, einigermaassen befremden. Doch steht dieser Fall keineswegs vereinzelt da, sondern wir kennen noch eine Reihe ähnlicher Fälle, in denen sogar die eigenen Herdgenossen von ihren Kameraden getödtet wurden. Ich meine die sogenannten „Hinrichtungen", die, wie Brehm, Altum, Groos u. A. berichten, bei Ratten, Krähen, Hühnern, Möven etc. häufig vorkommen sollen und die darin bestehen, dass kränkliche oder verwundete Individuen von ihren eigenen Genossen getödtet werden. Darwin und Romanes glauben darin einen besondern, nützlichen Instinct zu sehen; K. Groos dagegen nimmt keinen specialisirten, auf die „Hinrichtung kränklicher Herdgenossen" gerichteten Trieb an, sondern macht dafür die „allgemeinen Kampf- und Zerstörungstriebe, die immer bereit sind, hervorzubrechen", verantwortlich. „Der Anblick eines Verkrüppelten oder Betrunkenen kann bei Kindern und Naturmenschen eine wilde Lust zu schaden, zu quälen, zu zerstören hervorbringen. Und so wird auch beim Thier dem geschwächten Kameraden gegenüber manchmal »das radical Böse«, d. h. der angeborene Kampf- und Zerstörungstrieb zum Ausbruch kommen" (17, p. 206). Bei den Ameisen ist bekanntlich der Kampf- und Zerstörungstrieb mächtig entwickelt, und die *Paussus* vermögen nur durch die oben angegebenen Mittel ihn zu unterdrücken; fallen diese (Secretion etc.) nun durch Kränklichkeit weg, so bricht jene mit voller Kraft hervor, und der *Paussus* ist verloren. Eine andere Erklärung für den fraglichen Fall vermag ich nicht zu geben.

Fassen wir nun die Ergebnisse dieses Abschnitts kurz zusammen, so ergiebt sich folgendes Resultat: *Paussus turcicus* wird von den Ameisen gepflegt, obwohl er bei ihnen parasitirt. Das klingt allerdings sehr paradox! Sehen wir aber die Erscheinung mit kritischen Augen an und machen wir eine exacte Analyse, so wird uns bald klar werden, dass nichts paradoxes, nichts auffälliges in ihr enthalten ist. Die merkwürdige Zusammenstellung von „parasitiren" und „dafür gepflegt werden" findet sich übrigens nicht nur bei unserm *Paussus*, sondern wurde, hauptsächlich von E. Wasmann, bei einer ganzen Anzahl anderer Käfer constatirt, so bei *Claviger*,

Lomechusa, *Atemeles*, *Hetaerius* und vielen andern. Die Pflege ist bei manchen von diesen sogar noch viel ausgesprochener und beschränkt sich nicht nur, wie bei *Paussus*, auf Beleckung und Schutz, sondern auch auf die Aufzucht der Parasitenbrut und Fütterung der Käfer (*Claviger*, *Lomechusa*). E. Wasmann bezeichnet alle Thiere, die unter solchen Verhältnissen bei Ameisen leben, als „echte Ameisengäste“ oder „Symphilen“, das biologische Verhältniss selbst als „Myrmecoxenie“ oder „Symphilie“ (34, p. 412). Nach genanntem Autor stellen sich einer Erklärung dieser biologischen Erscheinung, besonders vom descendenztheoretischen Standpunkt aus, unüberwindliche Schwierigkeiten in den Weg und ist die Existenz der Symphilie geradezu ein vernichtender Beweis gegen die Selectionstheorie. Ob und in wie weit dies richtig ist, soll in dem folgenden Abschnitt geprüft werden. Es wird dabei nicht nur auf unsern speciellen Fall (*Paussus*) Bezug genommen, sondern überhaupt auf die zu den „echten Gästen“ oder Symphilen gehörigen Thiere.

Versuch einer Erklärung der Symphilie. — Wasmann's Einwände gegen die Selectionstheorie.

Ausgehend von der Annahme eines specialisirten Symphilie-Instincts, der die Ameisen bei der Pflege ihrer „echten Gäste“ leiten sollte, kommt E. Wasmann (36, p. 12) zu folgendem Schluss: Durch die Selection können ausschliesslich nützliche Eigenschaften gezüchtet werden. Nun ist aber der Symphilie-Instinct eine für die Besitzer desselben äusserst schädliche Eigenschaft. Folglich kann der Symphilie-Instinct kein Product der natürlichen Auslese sein. Wir hätten also in der Symphilie eine Erscheinung, die direct gegen die Selectionstheorie spräche, ja dieselbe geradezu erschüttern müsste!

Sicher erwiesen ist der grosse Schaden, der den Ameisen durch die Symphilen erwächst; folgende Angabe Wasmann's möge zur Illustration dafür dienen: „In wenigen Tagen verzehren die Larven von *Atemeles* und *Lomechusa* oft Hunderte und Tausende von Eiern und jungen Larven der Ameisen in einer einzigen Colonie und vernichten manchmal die ganze gleichzeitig vorhandene Brut. Ueberdies veranlasst die Erziehung der *Atemeles* und *Lomechusa* in den *Formica*-Colonien die Entstehung einer krüppelhaften Zwischenform, der sogenannten Pseudogynen; dadurch wird die allmähliche De-

generation der betreffenden Colonien herbeigeführt, da diese Individuen weder zur Fortpflanzung noch zu den Berufsgeschäften der Arbeiterinnen taugen" (36, p. 13).

Ist nun aber auch die Prämisse, von der Wasmann ausgegangen, nämlich die Annahme eines specialisirten Symphilie-Instincts richtig? Um diese wichtige Frage zu beantworten, müssen wir uns vorerst klar machen, worin die „Pflege", die die Ameisen ihren „Gästen" zukommen lassen, besteht. Zunächst darin, dass letztere von den Ameisen nicht feindlich verfolgt, angegriffen und zerstückelt werden, sodann darin, dass sie von den „Wirthen" beleckt und bei Gefahr in Sicherheit gebracht werden und endlich, in den extremsten Fällen, noch darin, dass die Brut der Gäste von den Ameisen aufgezogen und die Gäste selbst von ihnen gefüttert werden. — Sind darunter wirklich Handlungen, die einen besondern Symphilie-Instinct nothwendig machen? Keineswegs! Werden sie ja doch alle ohne Ausnahme von den Ameisen ihrer eigenen Brut gegenüber stets in derselben Weise geübt. Was hindert uns also, in den oben angeführten Pflegehandlungen die Ausübung des allgemeinen Brutpflegeinstincts zu sehen? — Dass die Gäste „von den Ameisen und ihrer Brut durchaus verschieden sind" (Wasmann, 36, p. 15), trifft einmal nicht immer, ja sogar nur selten zu, und zweitens würde dies auch wenig ins Gewicht fallen. Denn zur Auslösung einer Instincthandlung ist doch nicht immer genau dasselbe Object mit ganz bestimmten Eigenschaften nöthig, sondern in Bezug auf die Reiz auslösenden Ursachen ist oft ein grosser Spielraum gelassen. Ein rollender Körper z. B. ruft bei einer Katze dieselbe Wirkung hervor wie eine laufende Maus: in beiden Fällen wird der Trieb zu jagen ausgelöst; junge Katzen werden oft von Hündinnen gleich den eigenen Jungen aufgezogen; allbekannt ist die Pflege und Aufzucht des Kuckucks durch fremde Vögel; nach L. Büchner soll sogar ein Hund ein eben aus dem Ei geschlüpftes Hühnchen gepflegt und geschützt haben. Solche Beispiele liessen sich noch in grosser Anzahl beibringen, ich verweise auf Brehm, Büchner, Groos und andere Biologen. Aus den wenigen hier angeführten Fällen geht schon zur Genüge hervor, dass oft recht heterogene Ursachen denselben Effect haben, dieselben Instincthandlungen auslösen können. In unserm speciellen Fall kommt als weiteres Moment noch dazu, dass die „Gäste" an Gestalt, Färbung und Benehmen den Ameisen oft recht

nahe kommen und dass letztere vielfach nur ein recht schwaches Sehvermögen besitzen, so dass hier die Auslösung des Brutpflegeinstincts sehr leicht gelingen muss, zumal dieser bei den Ameisen bekanntlich sehr stark ausgebildet ist.

Direct gegen die Existenz eines specialisirten Symphilie-Instincts sprechen ferner die interessanten Beobachtungen, die WASMANN über die Entwicklung von *Lomechusa strumosa* gemacht hat. Dieser Käfer gehört, wie oben schon erwähnt, auch in die Gruppe der sogenannten „echten Gäste". Wie der Schaden, den *Lomechusa* ihren Wirthen zufügt, ein ganz gewaltiger ist, so geht andrerseits die Pflege, die sie von den Ameisen empfängt, bis ins Extreme. Nicht nur, dass sie aus dem Mund der Ameisen sehr häufig die Nahrung empfängt, wird auch die *Lomechusa*-Brut von den Wirthen aufgezogen. Dabei verfahren die letztern genau so wie bei ihrer eigenen Brut, und dies gereicht den *Lomechusa*-Larven zum Verderben. „Die Adoptiv-(*Lomechusa*-)Larve wird von ihren Wirthen (*Formica sanguinea*) auf eine Stelle mit weichem Sand gelegt und, während sie ihren Vorderkörper langsam hin und her bewegt, mit einem Ring von Erde umgeben, der sich allmählich zu einer gewölbten Decke schliesst. Innerhalb derselben spinnt die Adoptivlarve ein äusserst zartes Gewebe, das nur den umgebenden Sand eben zusammenhält. Hier ist der kritische Moment in der Entwicklung der *Lomechusa*-Larven. Die Ameisen pflegen ihre (eigenen) Larven, die einen zähen, dichten Cocon spinnen, nach einigen Tagen wiederum aus der Erde hervorziehen, die Cocons zu reinigen und aufzuschichten. Dasselbe versuchen sie unzweckmässiger Weise auch mit jenen Adoptivlarven; diese werden dadurch an der Verpuppung verhindert und gehen zu Grunde, wenn die Ameisen sie nicht wieder einbetten und in Ruhe lassen. Nur jene Adoptivlarven kommen zur Entwicklung, die von den Ameisen nach der Einbettung vergessen werden. Die Ameisen können, wie es scheint, jene Käferlarven von ihren eigenen nicht hinreichend unterscheiden und vermögen trotz unzähliger Erfahrurgen nicht herauszufinden, dass dieselben anders behandelt werden müssen" (32, p. 95). Daraus geht unzweifelhaft hervor, dass ein specialisirter Symphilie-Instinct, der auf die Pflege der „Gäste" gerichtet sein soll, nicht existirt. Denn wäre dies der Fall, so müssten die Ameisen die *Lomechusa*-Puppen in einer Weise

behandeln, die ihrer Entwicklung förderlich ist. Sie thun dies aber keineswegs, sondern führen den Adoptivpuppen gegenüber nur die Handlungen aus, die ihnen von dem Brutpflegeinstinct genau dictirt werden, und führen sie so ihrem Untergang entgegen.

Wenn wir nun weiter fragen, wem das Zusammenleben der Käfer mit Ameisen zum Nutzen gereicht, so fällt die Antwort jetzt nicht mehr schwer. Nachdem wir gesehen, welch grosser Schaden der Ameisencolonie von den „Gästen" zugefügt wird, so kann der Nutzen nur dem andern Theil zu Gute kommen. Und in der That ist der Vortheil, den die „Gäste" aus dem Zusammenleben ziehen, kein geringer: der Nahrungserwerb wird ihnen ausserordentlich erleichtert. Während ihre nicht myrmecophil lebenden Verwandten unter steter Gefahr und unter Aufbietung ihrer ganzen Lebensenergie die Kost sich zusammensuchen müssen, leben die Symphilen unter kräftigem Schutz und finden stets den Tisch gedeckt mit köstlichen Ameisenpuppen oder werden sogar noch aus dem Munde der Ameisen gefüttert. Ausserdem geniessen sie die Annehmlichkeit einer mit Ameisensäure geschwängerten Luft (Raffray) und einer gleichmässigern Temperatur. Diese grossen Vortheile erreichen die Symphilen lediglich dadurch, dass sie den allgemeinen Brutpflegeinstinct der Ameisen auszunutzen verstehen. Wie oben gezeigt wurde, geschieht dies entweder durch Nachahmung der Gestalt und des Benehmens der Wirthsameise oder durch Absonderung eines angenehmen Secrets, wodurch eben alle die Handlungen ausgelöst werden, die sonst nur ihrer Brut gelten.

Nach diesen Erwägungen dürfte die Symphilie keineswegs mehr eine paradoxe, ganz vereinzelt dastehende Erscheinung sein, sondern nur eine specielle Form des im Thierreich so überaus mannigfaltig auftretenden Parasitismus. Die grosse Verschiedenheit und Vielseitigkeit der Mittel, deren sich die Parasiten zur Erreichung ihres Zweckes bedienen, ist ja allgemein bekannt, in unserm Fall besteht dieses Mittel eben in der Auslösung des Pflegeinstincts.

Uebrigens steht diese Form des Parasitismus nicht isolirt da, und wir haben einen ganz analogen Fall auch in der Vogelwelt, in dem allbekannten Brutparasitismus des Kuckucks. Dieser Vogel legt seine Eier in fremde Nester, da ihm die Fähigkeit, selbst zu brüten, sowohl aus morphologischen wie aus biologischen Gründen

abhanden gekommen ist. „Die Pflegeeltern sollen sich zwar meist energisch gegen die Belegung ihres Nestes mit dem Kuckucksei wehren" (WASMANN, 36, p. 15), ist aber einmal das Junge ausgekommen, so pflegen sie es wie ihre eigenen Jungen, und bald ziehen sie es sogar den letztern vor, wenn nämlich der junge Kuckuck die andern an Grösse überragt, energischer mit den Flügeln schlägt und kräftiger schreit als diese! ALTUM (2) erzählt sogar einen Fall, in dem eine Bachstelze ihre eigenen Jungen aus dem Nest gezogen und hinabgestürzt hat, damit der junge Kuckuck genügend Platz hatte. „Parasitiren" und „gepflegt werden" finden wir hier in derselben Zusammenstellung wie bei den Symphilen. Auch der Kuckuck erreicht, genau wie die Symphilen, seinen Zweck, d. i. die Aufzucht durch fremde Vögel lediglich durch die Ausnutzung des mächtig entwickelten Brutpflegeinstincts. Dass der junge Kuckuck an Gestalt und Benehmen von der Brut der Pflegevögel recht verschieden ist, macht dabei gar nichts aus, im Gegentheil, je verschiedener (durch bedeutendere Grösse und heftigeres Benehmen) der „Gast" wird, desto grösser wird der Eifer zu pflegen, desto mehr wird der allgemeine Brutpflegetrieb angespornt! Dasselbe wurde von WASMANN (36, p. 12) bei der Aufzucht der *Atemeles*- und *Lomechusa*-Larven durch die Pflege- oder Wirthsameisen beobachtet.

Die Analogien zwischen beiden Erscheinungen, der Symphilie und des Brutparasitismus des Kuckucks, sind demnach sehr grosse und berechtigen uns in vollem Maasse dazu, in beiden ein und dieselbe Form von Parasitismus zu erblicken. Die Einwände WASMANN's (36, p. 15) gegen diesen Satz haben mit dem oben geführten Nachweis von der Nichtexistenz eines besondern Symphilie-Instincts ihre Berechtigung verloren. Worauf WASMANN übrigens die Annahme einer „positiven Zuneigung", die die Ameisen, im Gegensatz zu den Pflegevögeln des Kuckucks, für ihre echten Gäste besitzen sollen, gründet, ist mir nicht recht klar. Ein Beweis für die Existenz eines solchen ist jeden Falls nicht erbracht.

Nach unserer Auffassung der Symphilie kann daher auch von einer gegenseitigen Anpassung, d. i. der „Gäste" an die Ameisen und umgekehrt, gar nicht die Rede sein; nur der Theil, von dem die Initiative ausgeht, also die „Gäste", werden eine Umbildung durch Anpassung, so weit sie zur Erreichung ihres Zwecks — Aufenthalt in Ameisencolonien — unbedingt nöthig ist, erfahren

Und nur solche Käfer, die die Eigenschaften zur Auslösung des allgemeinen Pflegeinstincts der Ameisen wenigstens in der Anlage besitzen, werden durch Selection allmählich zu „echten Gästen“ ausgebildet werden können. Es ist hier nicht der Platz, diesen Gedanken bis ins Detail (Entstehung der einzelnen morphologischen Symphilen-Charaktere) zu verfolgen; ich werde dies an einem andern Ort in Form einer besondern Abhandlung darzustellen versuchen.

Karlsruhe, 15. Februar 1898.

Berichtigung.

S. 41, Z. 7 v. o. muss es statt Fig. 15 u. 16 heissen: Fig. 15 u. 11.

Literaturverzeichniss.

1) Afzelius, Ad., Observations on the genus Paussus, in: Trans. Linn. Soc. London, V. 4, 1798, p. 243—275.
2) Altum, B., Der Vogel und sein Leben, 6. Aufl., Münster 1898.
3) Boyes, W. J. E., Extract from a notebook regarding the genus Paussus, in: Ann. Mag. Nat. Hist., V. 17, 1846.
4) Brandt, Ed., Ueber das Nervensystem der Laufkäfer (Carabidae), Petersburg 1878 (russisch).
5) — Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das Nervensystem der Käfer, in: Horae Soc. ent. Ross., V. 15, 1879.
6) Burmeister, H., Observations sur les affinités naturelles de la famille des Paussidae, in: Mag. Zool. (Guérin-Méneville) Paris 1841.
7) Dohrn, C. A., Etwas über die Lebensweise einiger Paussiden, in: Stettin. ent. Zeitg., 1851, p. 227—229.
8) — Zur Lebensweise der Paussiden, ibid. 1876, p. 333 ff.
9) Dufour, L., Recherches anatomiques sur les Carabiques et sur plusieurs autres Insectes Coléoptères. Organes de la génération, in: Ann. Sc. nat., V. 6, 1825.
10) Dupont siehe Westwood.
11) Erichson, Zur systematischen Kenntniss der Insectenlarven, in: Arch. Naturg., Jahrg. 13, V. 1, 1847.
12) Escherich, K., Anatomische Studien über das männliche Genitalsystem der Coleopteren, in: Z. wiss. Zool., 1894, p. 620—641, 1 Tafel.
13) — Zoologische Reiseskizzen aus Kleinasien, in: Zool. Garten, 1897.
14) — Zur Kenntniss der Myrmecophilen Kleinasiens. I. Coleopteren, in: Wien. ent. Zeitg., 1897, p. 229—239.
15) — Beiträge zur Morphologie und Systematik der Coleopteren-Familie der Rhysodiden, ibid. 1898, 1 Taf.
16) Ganglbauer, L., Die Käfer von Mitteleuropa. I. Caraboidea, Wien 1892.
17) Groos, Karl, Die Spiele der Thiere, Jena 1896.
18) Gueinzius, On the habits of Paussidae, in: Proc. ent. Soc. London, (2) V. 5, 1858—59, p. 2.
19) — siehe Dohrn, C. A.
20) Leydig, F., Zur Anatomie der Insecten, in: Arch. Anat. Physiol., 1859, p. 33—89.
21) Loman, J. C., Freies Jod als Drüsensecret, in: Tijdschr. Ned. Dierk. Vereen., (2) V. 1, 1887, p. 106—108.

22) Péringuey, L., Notes on three Paussi, in: Trans. ent. Soc. London, 1883, p. 133.
23) — Notes on some Coleopterous Insects of the family Paussidae, in: Proc. ent. Soc. London, 1886, p. XXXIV—XXXVII.
24) Plant, R. W., Note on Paussidae, communicated by Stevens, ibid. (2) V. 3, 1854—56, p. 121.
25) Raffray, Ach., Afrique orientale, Abyssinie siehe Dohrn, C. A.
26) — Matériaux pour servir à l'étude des Coléoptères de la famille des Paussides, partie 1—3, in: Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Paris, (2), V. 8, 1885—1887, 5 Taf.
27) — Recherches anatomiques sur le Pentaplatarthus paussoides, ibid. (3) V. 4, 1892, p. 91—102, tab. 13.
28) Rougemont, Ph., Observations sur l'organe détonant du Brachinus crepitans, in: Bull. Soc. Sc. nat. Neuchâtel, 1879.
29) Stein, Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insecten, I, Berlin 1847.
30) Trimen, Roland, Letter on the habits of some species of Paussidae, in: Proc. ent. Soc. London, 1870, p. III—IV.
31) Wasmann, E., Beiträge zur Lebensweise der Gattungen Atemeles und Lomechusa, in: Tijdschr. Entom., V. 31, 1888.
32) — Vergleichende Studien über Ameisengäste und Termitengäste, ibid. V. 33, 1890.
33) — Kritisches Verzeichniss der myrmecophilen und termitophilen Arthropoden, Berlin 1894.
34) — Die Myrmecophilen und Termitophilen, Leyden 1896.
35) — Einige neue Paussus aus Java, mit Bemerkungen über die myrmecophile Lebensweise der Paussiden, in: Notes Leyden Mus., V. 18, 1896, p. 63—80, 1 Taf.
36) — Zur Entwicklung der Instincte, in: Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 1897.
37) — Die Familie der Paussiden, Freiburg i. Br. 1897.
38) Verhoeff, C., Vergleichende Untersuchungen über das Abdomen der Endomychiden, Erotyliden und Languriiden, in: Arch. Naturg. 1895.
39) Westwood, John, Monograph of the Coleopterous family Paussidae, in: Arcana Entom., V. 2, Lond. 1843—45.
40) Xambeu, Moeurs et métamorphoses d'Insects, I, in: An. Soc. Linn. V. 38, 1891—1892.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 2.

Fig. 1. *Paussus turcicus* Friv.

Fig. 2. Abdomen, von der ventralen Seite; *s* Reibstifte des Tonapparats (stärker vergrössert als das Abdomen).

Fig. 3. Abdomen, von der Seite.

Fig. 4. 8. und 9. Segment des ♀, Ansicht von unten; *o* Ovipositor (?), *St* Stützen für die Grabstifte (V_9), *Gr* Gasrecipient (Chitinblase).

Fig. 5. Musculatur zwischen der Stütze und dem Grabstift, m_3 Adductor, m_2 und m_4 Abductor.

Fig. 6. Distales (getheiltes) Ende des Ovipositorenrudiments.

Fig. 7. 8. und 9. Segment des ♂. *Pa* Parameren, *Pe* Penis, *Gr* Gasrecipient.

Fig. 8. Copulationsapparat des ♂. *Pe* Penis, *pa* Parameren, *de* Ductus ejaculatorius, *o* Ostium penis, *pr* Präputium, *V* Virga.

Fig. 9. Geriefte Stelle auf der Unterseite des Hinterschenkels (Tonapparat).

Fig. 10. Haare und Poren auf den Flügeldecken.

Fig. 11. Ausführcanal der Bombardirdrüse.

Fig. 12. Maxillen. *c* Cardo, *mi* innere Lade.

Fig. 13. Unterlippe.

Fig. 14. Flügelgeäder. *o* Oblongum. (Bezeichnung nach Ganglbauer.)

Fig. 15. Bombardirapparat. *c* Ausführcanal, *m* musculöse Blase, *r* chitinöse Blase (Gasrecipient).

Fig. 17. Nahrungscanal. *oe* Oesophagus, *pv* Kaumagen, *v* Mitteldarm, *ed* Enddarm, *r* Rectum, *m* Malpighi'sche Gefässe.

Fig. 18. Kaumagen.

Fig. 19. Weibliches Genitalsystem. *Ov* Eierstock, *Ea* Eianlagen, *Dz* Dotterzellen, *K* Kelch, *El* Eileiter, *Rc* Recept. seminis, *Eg* Eiergang, *gl* Scheidendrüse.

Fig. 20. Männliches Genitalsystem. *T* Hoden, *Vs* Vesicula seminalis, *E* Ektadenie, *De* Ductus ejaculatorius.

Fig. 21. Medianschnitt durch den Hinterrand des Pygidiums.